

CONTRIBUTION

A L'ÉTUDE HISTOLOGIQUE DU TUBE DIGESTIF DES POISSONS CYPRINOÏDES

PAR

Arnold PICTET

Avec les planches 1 et 2.

INTRODUCTION

Nos connaissances relatives à l'histologie du tube digestif des Poissons Cyprinoïdes sont assez limitées. Il en est de même en ce qui concerne la structure et la forme des replis que décrit leur muqueuse intestinale et qui méritent d'être mieux connus à une époque où les récents travaux sur la physiologie de la digestion chez d'autres animaux montrent que ces replis varient, tant en forme qu'en orientation, sous l'influence du régime alimentaire.

La plupart du temps, les auteurs qui ont fait l'histologie du tractus intestinal des Cyprinoïdes se sont contentés d'en décrire quelques cellules, prises isolément ou par petits groupes, mais sans entrer dans beaucoup de détails; et le principal résultat de leurs recherches est de nous apprendre que l'intestin de ces Téléostéens est construit de la même façon que celui des autres Poissons. D'autres auteurs, il est vrai, ont traité avec plus de détails le sujet qui va nous occuper; mais alors leur attention s'est plus spécialement portée sur l'examen général de l'intestin et de ses villosités, sans s'arrêter à leur histologie. Quant à la cavité buccale des Cyprinoïdes, c'est à peine si nous en connaissons la constitution intime.

Nous nous sommes donc proposé, en étudiant avec plus de détails, dans les pages qui suivent, la morphologie aussi bien que l'histologie du système digestif de quelques-uns de nos Cyprinoïdes indigènes, de combler plus d'une lacune.

L'historique des travaux relatifs au tube digestif des Poissons en général a été soigneusement fait par deux auteurs : OPPEL (1896, 1897, 1900 et 1902-1906) d'une part, qui s'est attaché à la tâche immense de donner la liste bibliographique de tous les travaux traitant du système digestif des Vertébrés et de résumer les principaux d'entre eux; et M. le professeur YUNG (1899) d'autre part, qui, au début de son travail sur la digestion des Poissons, a donné un excellent compte rendu de ce qui avait été publié, jusqu'en 1899, au sujet de leur intestin.

Il ne nous paraît donc pas utile de refaire maintenant l'historique des faits acquis, d'autant moins que nous aurons à les résumer au commencement de chacune des trois parties de ce travail.

Nous avons utilisé, pour nos recherches, les cinq espèces suivantes :

1° *Leuciscus rutilus* Lin., le Vengeron (die Rotte) ¹

2° *Tinca vulgaris* Cuvier, la Tanche (die Schleie)

3° *Cyprinus carpio* Lin., la Carpe (der gemeine Karpfen)

4° *Carassius auratus* Lin., la Dorade (der goldene Karpfen) qui sont déjà connus comme ne possédant pas de glandes gastriques.

5° *Barbus fluviatilis* Agassiz, le Barbeau (der Flussbarbe) que nous pouvons ajouter maintenant à la liste des Cyprinoïdes dont le tube digestif est dépourvu de ces glandes.

Tous les sujets dont nous avons fixé la muqueuse intestinale avaient été pêchés quelques jours auparavant dans leur milieu naturel. Nous avons tenu à écarter de cette façon tout facteur

¹ D'après V. FATIO (11).

anormal ayant pu agir sur l'organisation histologique de l'intestin et provenant d'un séjour prolongé dans un aquarium, où la nourriture que l'on donne aux Poissons est loin d'être celle qu'ils consomment dans leur vie habituelle. En outre, nous ne nous sommes adressé qu'à des sujets adultes, c'est-à-dire à ceux dont les organes génitaux ont atteint leur complet développement. Nous avons étudié deux exemplaires du *Leuciscus rutilus*, un exemplaire du *Barbus fluviatilis* et deux de *Tinca vulgaris* âgés, trouvés tous dans le lac de Genève, ainsi que trois spécimens *Cyprinus carpio* (deux âgés et un jeune) et un seul exemplaire du *Carassius auratus*; ces derniers provenaient d'étangs des environs de Genève.

Pour chaque individu nous avons procédé de la même façon, employé la même technique, utilisé les mêmes réactifs. Les nombreuses recherches histologiques entreprises ces dernières années ont nettement montré que la forme des cellules, la structure apparente de leur protoplasme et la forme de leur noyau varient facilement, chez un même individu et dans un même organe, suivant la technique employée. Les épithéliums eux-mêmes s'altérant parfois suivant le mode de fixation, il était donc indiqué, dans une étude comparée telle que celle que nous avons entreprise, de nous en tenir à la même technique et de suivre, pour chaque individu, le même procédé d'investigation.

Voici la méthode de fixation que nous avons employée :

Le Poisson, préalablement assommé et soigneusement mesuré, est ouvert par le côté gauche dans la solution physiologique à 0,75%. Son tube digestif est déroulé, mesuré exactement dans toutes ses parties, puis divisé en plusieurs tronçons. Chaque tronçon, mesuré également afin de savoir ensuite la place qu'il occupait dans le tractus intestinal, est fendu longitudinalement et étalé, au moyen d'épingles qui en fixent les quatre coins, sur un morceau de liège. Après quoi, il est nettoyé légèrement, au moyen d'un fin pinceau, de tout ce qu'il peut contenir (mucus,



matières en digestion) et plongé pendant douze heures environ dans la solution suivante :

Eau distillée	30 parties
Alcool à 95°	15 »
Formol	5 »
Acide acétique cristallisable	1 à 2 »

Ce fixatif nous a donné des résultats surprenants et nous ne saurions trop le recommander à tous ceux qui voudraient étudier le tube digestif des Poissons. Il en donne de meilleurs même que le sublimé acétique ou que la solution de BOUIN, qui, cependant, sont utilisés généralement pour la fixation des épithéliums. Nous avons employé aussi, à titre d'essai, un mélange en parties égales d'alcool absolu et de formol, et, plus simplement, de l'alcool à 95°. Ces deux fixatifs ne sont pas mauvais, mais sont loin de valoir ceux que nous avons indiqués en premier lieu.

La coloration *in toto* a toujours été faite au moyen du carmin boracique en solution alcoolique et la coloration sur coupe au moyen de l'hématoxyline de DELAFIELD. Ce réactif est nécessaire pour indiquer nettement la présence de certains éléments, tels que les cellules caliciformes ; en outre, il renforce légèrement la coloration des membranes des autres cellules épithéliales. On peut se servir également dans le même but du brun de BISMARCK, et la rosaniline, principalement dans la coloration des tuniques musculaires, rendra aussi quelques services.

Nous avons porté toute notre attention sur l'orientation des coupes que nous avons pratiquées au travers de la muqueuse intestinale ; il est important, en effet, que les cellules soient coupées selon un axe bien déterminé. Ainsi, lorsqu'il s'est agi d'étudier l'histologie d'un des replis de la muqueuse, nous avons eu soin, en pratiquant de chaque côté de ce repli une incision longitudinale, de le détacher avec une fraction de ses différentes tuniques, et de l'emparaffiner séparément. De cette façon il était

facile de l'orienter convenablement et de le débiter en coupes parfaitement transversales. Tandis que, si l'on se contente de préparer un morceau de la muqueuse comprenant plusieurs replis, comme ceux-ci sont le plus souvent obliques ou en zigzags, il est rare que le rasoir les atteigne perpendiculairement.

A plus d'une reprise, nous avons tenu à contrôler, par l'examen d'une série de coupes longitudinales ou horizontales, ce que des coupes transversales nous avaient préalablement révélé.

Comme nous l'avons dit, nous ne nous sommes adressé qu'à des sujets adultes. Voici, à titre de renseignement, les principales dimensions que présentent les différentes parties du tube digestif de ces sujets :

	Longueur du corps de l'extrémité du museau à l'anus.	Longueur de la cavité buccale de l'extrémité du museau au commen- cement du pharynx.	Longueur de l'intestin de la fin du pharynx à l'anus.
<i>Leuciscus rutilus</i>	119 mm	46 mm	174 mm
	140 »	48 »	285 »
<i>Cyprinus carpio</i>	41 »	21 »	102 »
	58 »	23 »	138 »
	204 »	91 »	634 »
<i>Tinca vulgaris</i>	177 »	56 »	326 »
	112 »	46 »	240 »
<i>Barbus fluviatilis</i>	133 »	40 »	227 »
<i>Carassius auratus</i>	111 »	43 »	537 »

Ces quelques chiffres nous montrent que le rapport entre la longueur du tube digestif et la longueur du corps n'est pas le même pour toutes les espèces de Cyprinoïdes. La Tanche, le Vengeron et le Barbeau, indépendamment du sexe, ont cet organe, proportionnellement à leur longueur, beaucoup plus court que la Carpe et la Dorade. C'est ce que l'on remarque du reste dès la première dissection ; car, alors que le tractus intestinal des trois premières espèces ne fait que deux tours sur lui-même avant

d'atteindre l'anus, celui de la Carpe et de la Dorade en décrivent chacun quatre. Il y a lieu cependant de remarquer, en passant, que la hauteur des replis de l'intestin, pour assurer à l'animal une surface d'assimilation suffisante, supplée en une large mesure à la diminution de son tube digestif et qu'à un intestin court appartiennent des replis plus hauts et plus fortement birfurqués qu'à un intestin plus long.

Ces travaux ont été pratiqués à l'Institut de Zoologie de l'Université de Genève, suivant les conseils de son directeur, M. le professeur YUNG. Nous sommes heureux de saisir cette occasion de le remercier pour l'intérêt qu'il a porté à nos recherches.

Le tube digestif des Poissons est représenté par un canal plus ou moins long, dont les parois sont constituées, comme chez les Mammifères, par plusieurs couches de tissus divers, qui sont de l'extérieur à l'intérieur : la séreuse, la musculaire, la sous-muqueuse et la muqueuse. La muqueuse se compose elle-même, en suivant le même ordre, d'une couche conjonctive et d'un revêtement épithélial.

Nous n'étudierons que l'histologie du revêtement épithélial.

Nous diviserons notre travail en trois parties : la première traitera de la cavité buccale, la seconde de l'œsophage et la troisième de l'intestin. Chacune de ces parties débutera par un court résumé des faits acquis jusqu'à maintenant, se continuera par l'examen général de la partie qu'il traite, pour se terminer par l'histologie de son épithélium.

Enfin, nous clorons cette étude par des conclusions.

CAVITÉ BUCCALE

Résumé des faits acquis.

La muqueuse buccale des Poissons en général est recouverte d'un épithélium pavimenteux composé de plusieurs strates de

cellules plates. D'après SCHULZE¹ les cellules de la moitié inférieure sont cylindriques, tandis que celles de la superficie sont seules aplaties et même souvent polygonales. Entre les cellules épithéliales sont intercalées de nombreuses cellules caliciformes qui, lorsqu'elles se trouvent dans l'épaisseur de l'épithélium, sont arrondies, tandis qu'elles sont allongées et surmontées d'un orifice étroit, une fois qu'elles en ont atteint la superficie.

La muqueuse buccale, sur toute son étendue, s'élève en de nombreuses papilles de formes diverses, dont les plus grosses sont situées vers le fond de la bouche et possèdent, le plus souvent, plusieurs papilles secondaires microscopiques. LEYDIG², en étudiant la peau de plusieurs Poissons d'eau douce, trouva qu'elle était parsemée d'une infinité d'organes particuliers ressemblant à des cellules caliciformes et qu'il reconnut, plus tard, comme étant des organes sensoriels; ce n'est que quelques années après que, ayant porté son attention sur la structure intime de la bouche, il retrouva dans la muqueuse buccale de plusieurs Cyprinoïdes des organes sensoriels en tous points semblables à ceux de la peau. Douze ans plus tard, SCHULZE³, étudiant plus attentivement ces organes, montra qu'ils étaient composés de deux sortes d'éléments cellulaires; au centre, des cellules allongées qu'il considéra comme des *cellules sensorielles* et, autour de celles-ci, des cellules arrondies fonctionnant comme *cellules de soutien*.

Depuis lors, des organes pareils à ceux que nous venons de signaler ont été découverts dans la langue rudimentaire de plusieurs espèces de Poissons. LENHOSSEK⁴, qui les étudia également, n'hésita pas à leur attribuer le sens du goût.

¹ SCHULZE, *Epithel und Drüsenzellen*, Arch. mikrosk. Anatomie, Bd. 3, 1867.

² LEIDIG, *Ueber die Haut einiger Süßwasserfische*, Zeitsch. f. wiss. Zool., Bd. 3, 1851.

³ SCHULZE, *Ueber die becherförmige Organe der Fische*. Zeitsch. f. wiss. Zool., Bd. 12, 1863.

⁴ LENHOSSEK, *Beiträge zur Histologie des Nervensystems und der Sinnesorgane*, Wiesbaden, 1904.

Il ne sera pas superflu de nous étendre un peu sur ces organes sensoriels, désignés plus spécialement sous le nom de *bourgeons terminaux*; leur structure présente une grande ressemblance avec celle des éminences nerveuses. Chez les Poissons et les Amphibiens, ils affectent le plus souvent la forme d'un bourgeon dont la partie renflée se trouve au centre de l'épithélium. Postérieurement ils se continuent dans une évagination du tissu conjonctif laquelle contient les nerfs qui se rendent à ces organes. Les cellules sensorielles, ou en bâtonnet, situées au centre du bourgeon, sont amincies vers leur sommet et se prolongent à leur base en un filament nerveux qui s'en va rejoindre une des ramifications nerveuses contenues dans le tissu conjonctif. OXNER (1905), qui a étudié tout récemment ces organes dans la peau de plusieurs espèces de Poissons, leur reconnaît aussi le rôle d'excrétion.

Encore rudimentaires chez les Petromyzontés et la plupart des Sélaciens, les bourgeons terminaux atteignent leur complet développement chez les Ganoïdes et les Téléostéens, où ils jouent un grand rôle. Ils sont disséminés sans aucune régularité à la surface tout entière du corps et sont surtout abondants sur les nageoires, les lèvres, les replis labiaux, le long de la ligne latérale, sur les barbillons et dans la bouche. A partir des Dipnoïques et des Amphibiens, les bourgeons terminaux ne se trouvent jamais en dehors de la cavité buccale.

La langue des Poissons est le plus souvent rudimentaire; elle apparaît alors comme un épaississement du plancher de la bouche et est recouverte d'un épithélium en tous points semblable à celui du reste de la cavité buccale. Elle n'est pas mobile, mais riche en terminaisons gustatives, qui en font un organe bien développé en ce qui concerne le sens du goût.

Recherches personnelles.

EXAMEN GÉNÉRAL DE LA BOUCHE¹.

Palais.

Nous distinguons, dans le palais des Cyprinoïdes, après l'avoir fixé au moyen du formol-alcool, deux régions distinctes : une région des papilles et une région où la muqueuse est soulevée par des replis plus ou moins enchevêtrés les uns dans les autres.

La *région des papilles* comprend presque tout le palais et s'étend depuis le commencement de la bouche jusqu'à un ou deux millimètres des premières dents pharyngiennes. Elle se présente sous différents aspects suivant les espèces que nous avons étudiées.

Chez *Cyprinus carpio*, la région des papilles comprend deux parties : une antérieure et une postérieure. En avant, se trouvent une infinité de plis longitudinaux qui partent de l'extrémité buccale, où ils sont très fins et très serrés, et qui se dirigent, en s'épaississant, vers le fond de la bouche, où ils s'écartent les uns des autres en éventail. Ces plis s'arrêtent brusquement au même niveau vers le milieu de la bouche. Ils ne semblent pas couverts de papilles microscopiques, mais contiennent des bourgeons terminaux qui deviennent surtout abondants à mesure que l'on s'écarte des lèvres. Après ces plis, le palais est couvert de part en part d'une quantité de grosses papilles, visibles à l'œil nu, placées les unes à côté des autres sans aucun ordre et séparées de leurs voisines par un court espace. Au centre du palais, ces papilles sont fongiformes, tandis qu'elles sont foliacées sur les deux côtés; elles sont, en outre, soulevées chacune de plusieurs

¹ Nous n'avons pu faire l'examen général de la bouche du seul Barbeau que nous ayons eu entre les mains.

papilles microscopiques, et deviennent plus élevées vers le fond qu'au milieu de la bouche. Nous avons retrouvé cette disposition aussi bien chez la Carpe âgée que chez la jeune.

Chez *Tinca vulgaris*, nous distinguons une zone centrale qui s'étend sur toute la longueur du palais et qui est entourée de deux zones latérales. La zone centrale possède de grosses papilles foliacées, visibles à l'œil nu. Mais ces papilles, au lieu d'être disposées sans ordre, comme c'est le cas pour l'espèce précédente, sont assemblées en longues séries longitudinales qui s'étendent d'un bout à l'autre du palais et sont séparées par des sillons où la muqueuse est lisse. Les zones latérales sont couvertes également de grosses papilles; celles-ci sont alors fongiformes et serrées les unes contre les autres. Le palais de la Tanche âgée a le même aspect que celui de la Tanche plus jeune.

Chez *Leuciscus rutilus*, le palais en entier présente une configuration qui rappelle beaucoup celle de la zone centrale remarquée chez *Tinca vulgaris*. Les papilles, du type foliacé, sont disposées également en longues séries longitudinales, parfois bifurquées, et séparées les unes des autres par des sillons.

Dans le palais de ces deux dernières espèces, les papilles primaires possèdent, à leur tour, plusieurs papilles microscopiques secondaires.

Enfin, chez *Carassius auratus*, la configuration du palais est beaucoup plus homogène que chez les autres espèces; sur toute sa surface, il est soulevé par un nombre infini de petites papilles arrondies, peu élevées, serrées les unes contre les autres, et qui ne peuvent s'apercevoir qu'au moyen d'une forte loupe. L'examen microscopique nous a révélé que ces papilles primaires ne sont pas soulevées à leur tour par d'autres papilles plus petites.

La région des replis de la muqueuse palatine est très homogène chez les Cyprinoïdes que nous avons étudiés. Elle termine

le palais et s'étend sur un espace de un à deux millimètres avant les premières dents pharyngiennes. Sur cet espace, on aperçoit de nombreux plissements qui s'enchevêtrent les uns dans les autres et qui forment un réseau serré de mailles, ressemblant un peu au réseau plissé qui tapisse la muqueuse de l'intestin de plusieurs Poissons.

Il n'y a pas de limite bien nette entre ces deux régions du palais et les dernières papilles s'entremêlent aux premiers replis.

Langue.

Nous n'avons pu l'étudier que chez *Leuciscus rutilus*.

L'épaississement du plancher de la bouche, que l'on considère généralement comme représentant la langue des Poissons, est également recouverte de papilles semblables à celles du palais.

Dans la langue du Vengeron, nous trouvons deux sortes de papilles. Dans la première moitié, elles sont fongiformes, disposées régulièrement les unes à côté des autres. Dans la moitié postérieure, les papilles s'allongent, se compliquent de prolongements latéraux et prennent des formes irrégulières; elles sont alors du type foliacé. Au fond de la langue, nous trouvons, de même que dans le palais, une région où les papilles sont remplacées par des replis sinueux, enchevêtrés les uns dans les autres. Cette région est plus étendue que dans le palais et mesure environ trois à quatre millimètres.

HISTOLOGIE DE LA MUQUEUSE BUCCALE.

La structure intime de la bouche, à part quelques détails, est la même chez les cinq espèces de Poissons que nous avons étudiées. Cela n'a rien de surprenant du reste puisque ces espèces, quoique appartenant à des genres différents, sont très rapprochées les unes des autres. Nous donnerons donc une description



générale de l'épithélium qui recouvre leur bouche, en faisant connaître, à mesure qu'ils se présenteront, les détails de structure appartenant spécialement à l'une de ces espèces.

Muqueuse palatine.

Quoique ne nous occupant, dans ce travail, que de l'épithélium intestinal, nous devons en premier lieu signaler la présence, dans la muqueuse palatine des Cyprinoïdes étudiés, du *stratum compactum* d'OPPEL, cette couche anhyste qui existe parfois entre l'épithélium et le tissu conjonctif. La technique que nous avons employée colore cette couche anhyste en rouge pâle.

Chez *Leuciscus rutilus*, elle est bien développée sur toute l'étendue du palais, où elle présente le même aspect que dans la langue (Pl. 2, fig. 18st). Chez *Carassius auratus*, nous ne l'avons rencontrée, d'une manière positive, qu'au commencement de la cavité buccale où elle s'étend sur un espace de deux à trois millimètres à partir du museau; elle y est cependant moins épaisse que chez le Vengeron. Elle ne semble pas exister chez *Tinca vulgaris*, et chez *Cyprinus carpio* nous n'avons observé sa présence qu'en de rares endroits.

Quant au *Barbus fluviatilis*, nous trouvons au sommet du tissu conjonctif de tout le palais une large zone colorée également en rouge pâle et constituée de la même façon que chez les autres espèces; cette zone est cependant traversée, par place, par des brides musculaires régulièrement espacées et possède quelques noyaux ressemblant à ceux du tissu conjonctif quoiqu'en moins grand nombre. Malgré la présence de ces noyaux nous pensons que cette large zone représente bien le *stratum compactum* d'OPPEL (Pl. 1, fig. 6st).

L'épithélium palatin est limité, dans sa profondeur, par une membrane basale qui, chez aucune des espèces examinées, n'est bien nettement marquée.

Au-dessus de cette membrane et sur un espace d'une superficie de deux à trois millimètres à partir des lèvres, l'épithélium palatin est stratifié d'une façon régulière. La première chose que l'on remarque, en étudiant des séries de coupes transversales faites au niveau de cette région, c'est que cet épithélium se divise, de bas en haut, en trois zones superposées et créées par l'orientation des cellules : une zone profonde, une zone médiane et une zone superficielle.

La *zone profonde* (Pl. 1, fig. 1zp), qui repose immédiatement sur le tissu conjonctif, est formée de cellules allongées, placées perpendiculairement à la membrane basale. Chez *Carassius auratus*, une seule rangée de cellules constitue, le plus souvent, cette zone; mais, chez les autres espèces, le nombre des strates qui la composent varient, suivant les endroits, entre trois et cinq.

Le premier rang est partout composé de cellules cylindriques dont le sommet, légèrement pointu, s'insinue entre deux cellules de la strate située au-dessus et dont la base est incurvée, en sorte qu'elle s'invagine légèrement dans le tissu conjonctif. Les autres cellules de cette zone sont amincies à leurs deux extrémités; elles sont également orientées perpendiculairement à la surface du tissu conjonctif. Des coupes pratiquées horizontalement dans cette région de la muqueuse palatine nous ont montré que les cellules qui composent cette zone sont bien cylindriques.

Leurs noyaux sont ovoïdes, et ceux de la première strate sont alignés les uns à côté des autres dans un ordre parfait; ils forment une bordure ininterrompue qui suit, jusqu'aux parties les plus profondes de la bouche, les sinuosités que forme le tissu conjonctif¹.

Chez *Leuciscus rutilus*, les cellules de la première strate sont

¹ Cette bordure basale de cellules cylindriques se rencontre assez généralement dans l'épithélium de la muqueuse buccale des Téléostéens. YUNG (1899) a trouvé dans la bouche d'un Sélacien (*Scyllium canicula*) une constitution analogue.

élevées, plus hautes que chez les autres espèces. (Voir la fig. 18e, Pl. 2, qui, quoique représentant l'épithélium de la langue du Vengeron, donne une idée exacte de la façon dont est constituée la zone profonde de son palais.)

Nous remarquons ainsi que l'épithélium palatin des Cyprioides débute, à sa base, par une strate de hautes cellules cylindriques.

Zone médiane. — Au-dessus de ces cellules orientées perpendiculairement au tissu conjonctif, nous en trouvons d'autres, qui ne sont guère disposées d'une façon régulière; elles constituent la zone médiane (Pl. 1, fig. 1zm.). Leur orientation est souvent oblique. En effet, la figure nous montre un groupe de cellules qui se dirige vers la droite, tandis qu'un autre groupe, à côté, s'incline au contraire, vers la gauche; entre ces deux groupes obliques, nous apercevons de nombreuses cellules plus larges, arrondies, dont les noyaux sont également arrondis. Le nombre des strates qui composent cette zone varie dans de larges proportions suivant les espèces et suivant les endroits du palais où elle est considérée; cette zone est surtout épaisse là où l'épithélium est dépourvu de cellules caliciformes et d'organes sensoriels.

La *zone superficielle*, au commencement de la bouche, est de beaucoup la plus épaisse des trois. Elle est composée d'une série de strates dont les cellules sont orientées parallèlement au bord de l'épithélium. Ce sont des cellules plates, amincies à leurs extrémités, élargies au centre de manière à y contenir leur noyau. Celui-ci est ovoïde et possède un nucléole bien distinct, ainsi que plusieurs granulations chromatiques. Ces cellules sont placées les unes au-dessus des autres, de telle façon que leur partie élargie coïncide avec l'amincissement des cellules voisines (Pl. 1, fig. 1zs.). Elles sont plus aplaties vers le bord superficiel de l'épithélium, contre lequel elles semblent comprimées, que plus profondément,

Nous n'avons pas constaté de karyokinèse dans l'épithélium palatin; il est possible que la technique employée ne permette pas une fixation suffisante de ces éléments; d'autre part, on sait que la division karyokinétique est rare parmi les cellules épithéliales. Mais, à défaut de karyokinèse, nous avons trouvé maintes fois, aussi bien dans la zone médiane que dans la zone profonde, des noyaux en voie de division directe (Pl. 1, fig. 2nd.). Nous en avons trouvé également, quoique plus rarement, dans les cellules les plus profondes de la zone superficielle; mais jamais nous n'avons pu en découvrir dans les strates les plus rapprochées de la surface. Ces noyaux se présentent le plus souvent sous la forme d'un 8; suivant leur degré de division ou la place où le rasoir les a atteints, ils sont plus ou moins arrondis. Il n'est pas rare de trouver, dans une même cellule, deux noyaux venant de se diviser. La cellule qui les contient est alors souvent plus grande que les autres cellules.

Nous voyons par ce qui précède que l'épithélium est limité superficiellement par une bordure de cellules mortes, plus minces que les cellules vivantes qui se trouvent au-dessous; en outre, la prolifération cellulaire se fait plus intensivement à la base et au centre de l'épithélium qu'au sommet.

Voilà, telle que nous l'ont montrée les séries de coupes pratiquées, l'organisation cellulaire de la muqueuse palatine sur une longueur de deux millimètres environ à partir des lèvres. Ces trois zones distinctes, que l'orientation des cellules laisse apercevoir d'une façon très nette, devraient se retrouver avec la même régularité jusque dans l'arrière-bouche, si des productions de l'épithélium nées secondairement au sein de celui-ci, ne venaient troubler la régularité de ces trois zones et désorienter, dans leur course, les strates successives.

Nous allons donc étudier, dès maintenant, ces différentes productions épithéliales en commençant par les

Cellules caliciformes. Rares dans le palais de la Dorade,

elles deviennent parfois excessivement nombreuses dans l'orifice buccal des quatre autres espèces ; en outre, chez le Barbeau et le Vengeron, elles prennent des dimensions telles qu'il n'est pas rare d'en trouver qui atteignent, en longueur, la moitié de la hauteur de l'épithélium qui les entoure. Hâtons-nous de dire que ces cellules caliciformes n'ont rien, dans leur aspect, qui puisse rappeler la forme des cellules caliciformes typiques, telles qu'on les rencontre, par exemple, dans la muqueuse de l'intestin. Celles de la bouche mériteraient plutôt le nom de *cellules sacciformes*, car ce sont bien de véritables sacs élargis, débouchant dans la cavité buccale par une ouverture relativement mince (Pl. 1, fig. 2, 3, 6cc).

Chez *Carassius auratus*, les cellules caliciformes sont assez rares dans le Palais ; c'est à peine si l'on en aperçoit une de temps en temps, logée le plus souvent au fond des cryptes qui séparent les papilles. Elles sont toujours petites, arrondies, au contour plus régulièrement marqué que chez les autres Cyprinoïdes. Comme nous n'avons étudié qu'un seul exemplaire de ce Poisson, nous ne pouvons nous rendre compte si la rareté de ces éléments est un fait général chez les représentants de cette espèce ; il se pourrait, en effet, que cette rareté fût le résultat d'un état physiologique passager, spécial à l'individu que nous avons disséqué.

C'est chez le Barbeau que les cellules caliciformes affectent les formes les plus accentuées (Pl. 1, fig. 6cc). Les unes se présentent comme des sacs élargis, d'autres comme des bouteilles ; nous en trouvons même dont les contours irréguliers n'affectent pas une forme qui puisse être définie ; toutes sont volumineuses et par place elles deviennent si nombreuses qu'elles se touchent.

Chez le Vengeron, nous les trouvons moins larges, mais aussi longues que chez le Barbeau, et il n'est pas rare d'en rencontrer qui sont légèrement recourbées à leur extrémité profonde.

Mais, sous ce rapport, c'est la Tanche qui semble la mieux dotée. Surtout vers le fond de la bouche, les cellules caliciformes

sont en si grand nombre qu'elles se touchent les unes les autres, formant, sur une coupe transversale, un ruban presque ininterrompu le long de la surface de l'épithélium, dont elles suivent les sinuosités; c'est à peine si, dans les espaces laissés entre leur ouverture, il reste assez de place pour loger une cellule épithéliale ordinaire. Cela nous montre que la voûte buccale est tapissée, sur presque toute sa surface, d'une couche de ces éléments.

Les cellules caliciformes de la Carpe ne sont pas aussi nombreuses. Elles ne sont pas non plus aussi grandes que chez les trois espèces précédentes.

L'examen de ces éléments nous a montré qu'ils sont plus nombreux chez les individus âgés que chez les jeunes. Nous avons constaté ce fait chez *Tinca vulgaris* et *Cyprinus carpio*, dont nous avons pu disséquer des spécimens de grande taille et d'autres moins grands.

Malgré les différences que l'on observe dans la forme des cellules caliciformes du palais, elles ont cependant un caractère commun; toutes possèdent leur noyau incurvé, relégué au fond du calice et aplati contre la membrane limite. Ces noyaux, avec leur nucléole bien distinct et quelques fines granulations chromatiques, absorbent avec intensité l'hématoxyline, qui les colore en violet foncé; de même le mucus de ces cellules se colore en violet pâle, laissant voir tout un réseau de granulations. On aperçoit aussi le cytoplasme, qui semble être surtout abondant aux alentours du noyau, contre lequel il a été refoulé par l'abondance du mucus. Nous ne nous arrêterons pas à décrire les granulations du mucus et les figures qu'il forme au sein des cellules caliciformes; cette étude, intéressante à plus d'un point de vue, nous mènerait trop loin. Remarquons seulement en passant que ces figures semblent varier énormément d'une cellule à l'autre, ce qui se conçoit du reste, puisque le mucus est en continu mouvement pour être projeté au dehors et reformé à nouveau.

Un autre point commun, c'est que presque toutes ces cellules déversent dans la cavité buccale une portion de leur mucus, qui apparaît alors comme un petit bonnet surmontant leur orifice.

Sans vouloir infirmer en aucune façon ce qui est établi de longue date, savoir que le rôle des cellules caliciformes est de déverser dans la cavité intestinale le mucus qu'elles fabriquent, nous tenons à faire remarquer que le fait même que presque toutes les cellules qui ont été fixées présentent cette particularité, semble montrer que le fixatif, rétractant les tissus, est bien pour quelque chose dans l'extériorisation de ce mucus. Cette constatation a son importance pour quiconque voudrait étudier le rôle des cellules caliciformes dans la digestion ; il ne faudrait pas, en effet, attribuer à une fonction physiologique un résultat qui semble surtout produit par la fixation.

Ces énormes cellules caliciformes, parfois si nombreuses dans l'épithélium palatin, ainsi que nous en avons fait la remarque, sont un puissant facteur de désorientation et de déformation des autres cellules.

On sait que chaque cellule épithéliale, en vue de la formation du mucus, est susceptible de se différencier en cellule caliciforme. Pour cela, elle va grossir (Pl. 1, fig. 2*cc.n*), ce qui comprimera les cellules avoisinantes. En outre, elle va s'allonger vers le sommet de l'épithélium afin d'en atteindre la superficie, ce qui déplacera les quelques cellules qui se trouvent sur son passage. Voici ce que nous remarquons, en effet, aux alentours de chacune des cellules caliciformes de l'épithélium buccal : les strates, parfaitement horizontales lorsque la muqueuse est dépourvue de ces éléments, s'inclinent au niveau des cellules caliciformes pour les contourner, ce qui fait qu'elles sont comprimées contre les strates qui les avoisinent ou qu'elles doivent changer la direction qu'elles avaient primitivement (Pl. 1, fig. 2).

En outre, lorsque deux cellules caliciformes viennent à se for-

mer dans le voisinage l'une de l'autre, les cellules épithéliales comprises entre elles subiront, de ce fait, une double pression latérale; elles seront donc comprimées les unes contre les autres, de telle façon que, de plates qu'elles étaient d'abord, elles deviendront hexagonales. C'est ce que nous trouvons souvent le long de la superficie de la muqueuse, là où se trouvent en abondance les cellules caliciformes : entre celles-ci, des cellules épithéliales sont devenues *hexagonales par compression* et ont leur noyau orienté le plus souvent dans le même sens horizontal que les noyaux des cellules qui n'ont pas été atteintes par la compression. Immédiatement au-dessous, les strates épithéliales ne sont ni déformées, ni orientées autrement que nous les avons décrites précédemment (Pl.1, fig. 3).

On pouvait penser que ces cellules sont normalement hexagonales et qu'aucun effet mécanique n'intervient dans leur formation. Nous avons tenu à nous en rendre compte en pratiquant quelques coupes horizontales. L'examen de ces coupes, ainsi que le fait que cette particularité ne se rencontre pas partout à la superficie de l'épithélium, mais seulement aux endroits où l'abondance des éléments atteint son maximum, nous a confirmé dans notre hypothèse première, savoir que la formation des cellules caliciformes force bien les cellules épithéliales qui les avoisinent à quitter parfois leur forme primitive et à devenir hexagonales par compression.

On remarque souvent, dans l'épithélium, des cellules ordinaires qui sont en voie de différenciation en cellules caliciformes (Pl. 1, fig. 2cc.n). Elles sont arrondies. Elles n'apparaissent d'abord guère plus grandes que les autres, et leur noyau est encore ovoïde ou légèrement arrondi. Un peu plus grandes, elles possèdent un fin réseau granuleux de mucus et leur noyau est aplati contre la membrane limite, souvent contre un des côtés, quelquefois dans la partie inférieure, rarement au sommet de la cellule. On trouve ces cellules caliciformes naissantes un peu

partout dans la zone superficielle, parfois dans la zone médiane; mais jamais nous n'en avons observé dans la zone profonde. Par place elles sont très abondantes; il n'est pas rare d'en trouver plusieurs qui naissent côte à côte, en un point de l'épithélium.

Les cellules épithéliales non différenciées qui avoisinent les cellules caliciformes naissantes sont comprimées par elles contre les strates adjacentes; on remarque alors une trainée de minces cellules qui s'orientent de manière à contourner cet obstacle. Ces cellules caliciformes naissantes sont très abondantes dans le palais du Vengeron, de la Carpe, du Barbeau et de la Tanche; en revanche, chez la Dorade, elles ne se sont pas trouvées en si grande quantité.

Les cellules épithéliales en voie de différenciation ne sont pas plus nombreuses au fond de la bouche qu'à l'entrée. Dans le voisinage des dents pharyngiennes, surtout dans la région des replis signalée plus haut, les cellules caliciformes adultes existent en grande abondance et sont toujours disposées au fond et sur les côtés des cryptes, selon deux ou trois et même quatre étages superposés, qui atteignent presque la limite du tissu conjonctif; il ne reste donc plus guère de place que pour deux ou trois strates épithéliales. Nous savons que les cellules caliciformes ne naissent pas dans la zone profonde. En sorte que, dans cette région du palais, les cellules caliciformes ne peuvent naître qu'entre celles qui existent déjà, ce qui semble être un cas plutôt rare. Mais, dans la région des papilles, là où l'épithélium ne possède à sa superficie qu'un étage de cellules caliciformes, les cellules ordinaires sont encore nombreuses et plusieurs d'entre elles peuvent alors se différencier.

Il arrive parfois que plusieurs cellules ordinaires, situées assez près les unes des autres, se différencient à la fois en cellules caliciformes. Nous en avons trouvé de nombreux exemples, principalement chez les exemplaires âgés de la Carpe et de la

Tanche. Dans la région des premières papilles du palais, nous remarquons en plusieurs points, au centre de l'épithélium, des amas de grosses cellules arrondies, plus ou moins contigues les unes aux autres et plus claires que le reste de l'épithélium. Nous avons d'abord pensé que ces formations pouvaient bien être des amas de lacunes lymphatiques qui ont surgi au sein de la muqueuse et y sont restées emprisonnées. Cependant un examen plus attentif de ces régions nous montra, accolé contre la paroi de plusieurs de ces cellules, un noyau incurvé, fortement coloré en violet foncé. En outre, un mince réseau granuleux légèrement violacé apparut au centre de deux ou trois d'entre elles. Leur noyau, il est vrai, n'est pas toujours accolé contre la paroi du fond; on le trouve le plus généralement sur le côté. Ces deux caractères (présence d'un noyau et de granulations) sont suffisamment indiqués pour permettre de considérer ces formations spéciales, non pas comme des lacunes lymphatiques, mais bien comme des cellules caliciformes. (Pl. 1, fig. 4.) Mais une question se pose. Ces éléments sont-ils en voie de formation ou représentent-ils des cellules caliciformes emprisonnées dans l'épithélium et ne pouvant, faute de place, en gagner la surface? S'agit-il de cellules ordinaires en voie de différenciation qui auraient atteint une fois ou l'autre la superficie de la muqueuse si le Poisson n'eût été tué? Elles sont, du reste, plus grosses que la plupart des cellules caliciformes naissantes. En outre, leur extrême abondance sur un espace restreint, montre que ce sont bien des amas de cellules caliciformes nées en quantité dans l'épithélium et qui y demeurent emprisonnées par le fait de l'organisation cellulaire qui les environne. En examinant la figure 4 (Pl. 1), on se rendra compte en effet que la plupart d'entre elles ne pourraient, faute de place, se frayer un passage pour venir déboucher à la surface.

Et ce qui nous confirme encore dans cette manière de voir, c'est que nous avons remarqué, chez les mêmes sujets, d'autres

amas semblables dont quelques-unes des cellules avaient réussi à atteindre le niveau du palais où elles formaient une bordure compacte empêchant les autres éléments situés au-dessous de suivre le même chemin.

Il pourrait se faire également que ce soient des cellules caliciformes dans leur position normale et débouchant régulièrement sur les côtés d'une crypte située plus profondément que le plan de la coupe, de telle façon que le rasoir les avait atteintes transversalement par leur base. Nous croyons pouvoir écarter cette manière de voir. En effet, si tel était le cas, les noyaux de ces cellules n'auraient pas été coupés transversalement comme l'ont été ceux des cellules qui nous occupent. D'autre part, comme les cryptes sont excessivement nombreuses, nous rencontrerions plus souvent de ces sortes d'amas; or, ils ne sont pas fréquents.

Ajoutons que nous n'avons pas trouvés ces amas dans la muqueuse buccale des jeunes individus de la Carpe et de la Tanche, ce qui nous fait supposer qu'ils ne se forment que chez les âgés et ce qui tend à confirmer que ce sont bien des amas de cellules caliciformes emprisonnées.

Quoiqu'il en soit, ces amas agissent sur les strates épithéliales comme un puissant facteur de désorientation. Tout autour, nous voyons ces strates changer leur orientation, primitivement parallèle au bord superficiel de la muqueuse, pour s'abaisser en une course verticale, contourner ces groupes de cellules caliciformes et remonter de l'autre côté où elles reprennent leur direction habituelle, momentanément interrompue. Dans les espaces laissés libres entre ces grosses cellules, les cellules épithéliales s'insinuent, sont parfois comprimées, le plus souvent déformées (Pl. 1, fig. 4*sc*l).

Nous sommes donc amené à constater une fois de plus que les éléments qui surgissent au sein de l'épithélium arrêtent, dans leur marche *horizontale*, les strates superficielles et que celles-ci, pour contourner ces obstacles, doivent, en plusieurs régions, prendre une direction perpendiculaire au bord du tissu conjonctif.

Bourgeons terminaux.

Ces organes sensoriels se trouvent en très grande abondance dans la muqueuse palatine des cinq Cyprinoides que nous étudions et jouent, à leur tour, un rôle puissant dans la désorientation des strates de l'épithélium (Pl. 1 fig. 3, 7, 8, 9 et 13 *bt*).

Ils affectent généralement la forme d'une massue; bombés à leur centre, ils vont s'amincissant jusque vers le bord superficiel de l'épithélium, où ils débouchent. Postérieurement, ils se continuent dans le tissu conjonctif par un pont que forme celui-ci et qui se dirige vers eux. Ce pont, ainsi que des coupes horizontales nous l'apprennent, n'est autre qu'un cône de tissu conjonctif destiné à recevoir les nerfs qui commandent ces organes. Au centre de leur partie élargie, on distingue aisément les longs noyaux fusiformes, légèrement colorés, des cellules sensorielles, entourés de toutes parts, aussi bien en dessous que sur les côtés, par d'autres noyaux, plus foncés, moins allongés, qui sont ceux des cellules de soutènement. Les noyaux des cellules sensorielles sont assemblés, au centre de ces organes, en un amas compact et le plus souvent selon deux rangées superposées. Il est fort difficile, avec la technique employée, de faire la limite entre les cellules de soutènement et les cellules épithéliales qui bordent ces organes.

Les bourgeons terminaux se trouvent déjà à l'entrée de la bouche quoique, cependant, ils soient très espacés les uns des autres. Dans cette région, une série de coupes pourra très bien ne révéler la présence que de un ou deux d'entre eux sur un espace d'un millimètre environ. Plus loin, ils commencent à être plus abondants, de sorte que sur une même étendue on en rencontrera souvent deux, parfois même trois. Mais, vers le milieu de la bouche, là où les papilles microscopiques deviennent plus accentuées, il n'est pas rare d'en trouver, en certaines régions, cinq ou six se touchant presque et n'étant plus séparés, à leur équateur, que par deux ou trois cellules épithéliales.

Nous avons signalé à l'entrée du palais de *Cyprinus carpio* un certain nombre de plis longitudinaux. Au sommet de ces plis, nous trouvons de nombreux organes sensoriels qui ne débouchent pas au centre d'une papille; ils sont donc entourés de tous côtés par un épithélium dans lequel on aperçoit les trois zones d'orientation des cellules. Mais, dans les autres parties du palais, et cela chez nos cinq Cyprinoïdes, les bourgeons terminaux débouchent exactement dans l'axe de chaque papille microscopique. C'est leur formation, leur croissance en hauteur qui, en soulevant l'épithélium, a créé ces protubérances du palais. Chaque papille est donc séparée de ses voisines par une crypte plus ou moins profonde; elles se trouvent en quantité considérable dans la bouche des Cyprinoïdes, dans la langue, où nous les rencontrerons plus tard lorsque nous étudierons cet organe, aussi bien que dans le palais.

On rencontre souvent deux bourgeons terminaux jumeaux réunis par un pont de tissu conjonctif (Pl. 1, fig. 6 *bt*). Nous avons trouvé cette particularité à plusieurs reprises dans le palais des cinq espèces étudiées. Il se forme ainsi, entre les deux bourgeons en question et le pont de tissu conjonctif qui les relie, un espace de tissu épithélial où les cellules, sur une coupe transversale, apparaissent le plus souvent arrondies et munies d'un noyau également arrondi. Nous voyons par là que ces cellules ont été coupées selon leur petit axe et qu'elles ont quitté l'orientation ordinaire, pour prendre une direction qui est celle de l'avant à l'arrière de la bouche, de manière à s'insinuer entre les deux bourgeons terminaux.

Nous avons trouvé également, chez la Carpe et la Tanche, trois et même cinq bourgeons terminaux réunis à un même pont du tissu conjonctif, et entre lesquels l'orientation des cellules épithéliales était la même que dans le cas précédent.

Nous ne nous arrêterons pas à décrire davantage la structure intime de ces bourgeons terminaux; il eut fallu, pour cela, une

autre technique que celle que nous avons employée et peut-être nous réserverons-nous de revenir sur leur organisation dans un autre travail. Pour le moment notre principal but est simplement de constater leur présence en grande quantité dans certaines régions de la bouche et de rechercher le rôle qu'ils jouent dans la désorientation des strates épithéliales. Car, lorsqu'ils deviennent si nombreux, le tissu conjonctif se trouve hérissé de cônes pénétrant dans l'épithélium et celui-ci est interrompu de part en part par cette multitude d'organes sensoriels; de telle façon que les strates épithéliales seront fréquemment déviées. Voyons donc dans quel sens et comment cette déviation va se produire, en tenant compte du fait, admis généralement, que ces organes se forment secondairement au sein de l'épithélium¹.

Au niveau de chaque organe sensitif, le sommet du tissu conjonctif se soulève assez fortement pour établir les ponts que nous avons fait connaître; de cette façon, un repli du tissu conjonctif, que suit exactement la membrane basale, pénètre dans l'épithélium. Or, les cellules épithéliales de la première strate étant fixées par leur base à cette membrane, il en résulte qu'elles seront soulevées à leur tour et que, tout en restant perpendiculaires au bord du tissu conjonctif, elles s'inclineront à droite et à gauche du pont. Les figures 6, 7, 8, 9, et 13 (Pl. 1) nous montrent comment s'opère cette déviation, que l'on retrouve à côté de chacun des organes sensoriels. Les autres cellules de la zone profonde, étant fixées les unes à la suite des autres à la première strate, seront également entraînées dans ce mouvement de rotation et suivront, à droite et à gauche du cône conjonctif,

¹ Nous ne nous prononçons pas, pour le moment, sur la question de savoir si ces bourgeons terminaux sont des *organes du goût*. Nous verrons plus loin qu'ils existent également dans la langue, où ils sont en tous points semblables à ceux du palais, ce qui semblerait donner un certain poids à cette hypothèse, puisque la langue des animaux supérieurs est regardée comme étant le siège des sensations gustatives. Mais la présence d'organes analogues un peu partout dans la peau du corps des Poissons semble plutôt infirmer cette hypothèse.

la direction marquée par les cellules de la première strate ; dans les parties de l'épithélium où il n'existe pas de bourgeons terminaux, les strates épithéliales conservent encore leur orientation primitive en trois zones.

Cette disposition des strates profondes aux côtés des cônes de tissu conjonctif est très apparente ; il suffira, en effet, pour se rendre compte de cette déviation et pour en reconnaître le mécanisme, de comparer la figure 1 (Pl. 1), où la surface du tissu conjonctif est plane, avec la figure 7, où ce tissu se soulève pour rejoindre un bourgeon terminal.

Les cellules de la zone médiane, lorsque les bourgeons terminaux sont espacés les uns des autres, ne sont pas encore déformées. Mais, lorsque ces organes sont au contraire très rapprochés, ces cellules sont comprimées entre eux, et s'allongent dans le sens de la hauteur (Pl. 1, fig. 9).

Que deviennent maintenant les cellules de la zone superficielle ? Devant et derrière les bourgeons terminaux, elles ne sont naturellement pas déviées ; elles ne le sont qu'au niveau de ceux-ci, où, soit qu'elles aient été entraînées par le mouvement de déviation, soit qu'elles soient comprimées entre deux bourgeons terminaux voisins, elles sont, pour la plupart, dirigées aussi perpendiculairement à la superficie de la muqueuse ; il n'y a guère que celles qui bordent immédiatement l'épithélium qui ne soient pas déviées et qui restent plates ou hexagonales par compression.

Un autre facteur contribue encore à rendre verticales les cellules épithéliales primitivement horizontales ; il réside dans la formation des cryptes que créent entre elles les diverses papilles microscopiques. Lorsque l'épithélium a été soulevé par les bourgeons terminaux il s'est créé, entre les papilles, des cryptes plus ou moins profondes, en sorte que de chaque côté de celles-ci il s'est déjà formé, par suite de l'élévation de l'épithélium, deux séries de strates dirigées verticalement (Pl. 1, fig. 13).

En définitive, il résulte de l'action des divers facteurs que nous

venons de signaler, que les bourgeons sensitifs finissent par être entourés de toute part d'un manchon protecteur de cellules en orientation verticale (Pl. 1, fig. 8, 9 et 13).

Plis de la muqueuse palatine.

Avant d'entreprendre l'histologie du fond de la cavité buccale, nous devons parler des plis de diverses natures qui en tapissent la muqueuse. Celle-ci, au point de vue histologique, se plisse de trois manières différentes.

1. *Plis superficiels de l'épithélium.* — En premier lieu, à l'entrée de la bouche, le bord superficiel de l'épithélium se soulève légèrement sur un court espace, sans qu'à ce soulèvement corresponde une évagination du tissu conjonctif. Ces plissements superficiels de l'épithélium jouent un rôle très secondaire dans la désorientation des cellules, qui ne sont que comprimées légèrement dans les vallées qui les séparent ; ils sont dépourvus d'organes sensoriels et se rencontrent entre les papilles microscopiques qui, à l'entrée de la bouche, sont encore espacées les unes des autres.

2. *Plis du tissu conjonctif.* — En second lieu, le tissu conjonctif forme, dans les sillons lisses que nous avons indiqués dans la bouche du Vengeron, de la Carpe et de la Tanche, des replis accentués qui pénètrent dans l'épithélium sans que le bord superficiel de celui-ci soit soulevé par la formation de ces replis. *Ceux-ci ne sont jamais surmontés d'un bourgeon terminal* ; ils ne se trouvent pas dans l'axe d'une papille, et au-dessus d'eux le bord de l'épithélium est plan. Ce ne sont pas non plus des cônes de tissu conjonctif, comme ceux que nous avons signalé précédemment, mais de véritables plis allongés, ainsi que nous avons pu nous en convaincre par l'examen de coupes horizontales. Nous ne les avons trouvés que chez les individus âgés (Carpe, Vengeron et Tanche). Ils font défaut chez la Dorade. Il est possible qu'ils se trouvent aussi chez le Barbeau, quoique nous ne les y

ayons pas rencontrés, parce que les coupes que nous avons pratiquées dans son palais ne passaient pas au travers des régions contenant ces replis. Nous nous sommes assuré que ce ne sont pas des cônes surmontés d'un bourgeon terminal, par l'examen de plusieurs coupes sériées. Le fait que ces plis, n'étant pas entourés de cryptes, ne débouchent par conséquent pas au centre d'une papille, confirme le résultat de cet examen.

L'organisation cellulaire des sillons est la même que celle du reste de l'épithélium, avec cette différence toutefois que les bourgeons terminaux y font défaut et sont remplacés par les évaginations du tissu conjonctif que nous venons de signaler. L'épithélium y est moins élevé qu'ailleurs dans le palais. De nombreuses cellules caliciformes tapissent la superficie de leur épithélium. Isolées au début, elles finissent par être suffisamment nombreuses pour se toucher les unes les autres et même pour se superposer souvent selon deux rangées, les cellules de la rangée sous-jacente cherchant à s'introduire entre celles qui les dominent et qui sont, de ce fait, déformées.

Ces plis du tissu conjonctif amènent également une désorientation des strates épithéliales et se comportent, sous ce rapport, comme les cônes conjonctifs des organes sensoriels. Les cellules de la zone profonde, soulevées par la formation de ces plis, s'orientent à droite et à gauche de ces derniers en deux séries de strates obliques qui atteignent la zone médiane. Les cellules de celle-ci s'allongent et forment à leur tour des strates obliques, qui se dirigent vers la superficie. Quant aux cellules superficielles, elles ont dévié de leur horizontalité primitive pour prendre aussi une direction oblique à la suite des strates sous-jacentes. En sorte que, aux approches de ces plis du tissu conjonctif, et par le fait de leur formation secondaire, les trois zones primitivement constatées ne sont plus représentées que par des strates obliques et même verticales. Ces plis du tissu conjonctif sont cependant assez espacés pour que, entre chacun d'eux, nous retrouvions des por-

tions de l'épithélium avec ses trois zones distinctes non encore déformées.

A mesure que l'on avance vers les dents pharyngiennes, les plis du tissu conjonctif se rapprochent les uns des autres, en sorte que les trois zones superposées qui existaient encore lorsque les plis étaient espacés, sont maintenant remplacées par des strates verticales (Pl. 1, fig. 10).

3. *Papilles microscopiques*. — En dernier lieu, l'épithélium du palais, en une multitude de points, est soulevé par les bourgeons terminaux, ce qui forme les papilles microscopiques secondaires. Chez la Dorade, ainsi que nous en avons fait la remarque, les papilles microscopiques sont seules à tapisser le palais; mais, chez les autres Cyprinoïdes que nous avons étudiés, elles sont disséminées à la surface des papilles fongiformes ou foliacées, où on peut facilement les apercevoir à la loupe. Dans l'axe de chaque papille microscopique se trouve le bourgeon terminal qui l'a produite et autour duquel les cellules épithéliales sont orientées de la façon que nous venons de voir.

On rencontre, en outre, chez les Carpes de grande taille et disséminées vers le fond de la bouche, des papilles fongiformes dépourvues de papilles microscopiques, mais qui possèdent quand même de nombreux bourgeons terminaux régulièrement espacés et constitués de la même façon que ceux qui débouchent au centre des papilles microscopiques. L'orientation cellulaire aux confins de ces organes est, ici, la même qu'ailleurs.

Les papilles fongiformes et foliacées situées le plus près de l'entrée de la bouche sont peu élevées et évasées, et possèdent peu de papilles secondaires. Vers le milieu du palais, les grosses papilles commencent à s'élever un peu; leurs papilles secondaires sont cependant encore assez espacées les unes des autres pour que, ayant plus de place autour d'elles, elles soient plus évasées et possèdent alors plusieurs bourgeons terminaux disposés les uns à côté des autres. Ce n'est que plus près des dents

pharyngiennes, c'est-à-dire à partir du troisième quart du palais, que les papilles microscopiques deviennent plus nombreuses et sont serrées les unes contre les autres, de telle façon qu'elles ne semblent contenir qu'un seul organe sensoriel.

Chez *Carassius auratus*, les papilles microscopiques sont serrées les unes contre les autres dès le début. Le plus souvent elles sont étroites, en sorte que les bourgeons terminaux se touchent presque et ne sont plus séparés de leurs voisins que par une ou deux strates de cellules épithéliales, comprimées et dirigées en sens vertical (Pl. 1, fig. 8 et 9).

Les papilles microscopiques qui existent dans le dernier quart du palais présentent presque toutes, et d'une façon apparente, la disposition que nous avons signalée comme étant exceptionnelle dans les parties antérieures : chez *Leuciscus rutilus*, *Cyprinus carpio* et *Tinca vulgaris*, nous remarquons le plus souvent cinq bourgeons terminaux réunis à un seul pont de tissu conjonctif. Lorsque les cinq bourgeons ne se trouvent pas ensemble sur la même coupe, on peut se rendre compte de leur existence en examinant successivement des coupes sériées. Nous sommes arrivés à constater une fois, de cette façon, qu'un groupe de six de ces organes était fixé au sommet d'un même pont de tissu conjonctif.

Quoiqu'il en soit, dans chacun des cas, le pont, très élargi à sa base et situé dans l'axe de la papille, s'amincit légèrement vers le milieu de celle-ci ; à cette place, il donne alors naissance à plusieurs branches dont le nombre ne dépasse pas six et au sommet desquelles se trouve un organe sensoriel ; les branches conjonctives sont disposées en éventail, en sorte que les bourgeons terminaux qui les surmontent débouchent plutôt sur les côtés de la papille. Ce dispositif est tout à fait spécial aux papilles du fond de la bouche ; celui que nous avons signalé comme se rencontrant exceptionnellement à l'entrée du palais en diffère légèrement en ce sens que le pont du tissu conjonctif est beaucoup moins élevé.

Les strates épithéliales qui se trouvent comprises dans les espaces laissés entre ces bourgeons et le pont de tissu conjonctif qui les relie, sont fortement désorientées. Sur une coupe transversale, les cellules ainsi que leurs noyaux, sont le plus souvent arrondies, ce qui nous montre que ces strates cherchent à contourner les bourgeons terminaux et à s'insinuer entre eux. Nous remarquons, en outre, dans ces espaces, quelques cellules devenues hexagonales par compression.

Cependant, *Carassius auratus* semble faire exception à cette règle. Ses papilles sont trop serrées pour pouvoir contenir à la fois autant de bourgeons terminaux; et de fait, dans son palais, d'une manière générale, nous n'avons jamais rencontré plus d'un organe sensoriel par papille (Pl. 1, fig. 13).

Chaque papille microscopique, en n'importe quel point de la bouche, possède de nombreuses cellules caliciformes; celles-ci sont cependant en plus grand nombre vers le fond du palais où elles couvrent sans interruption toute la surface de l'épithélium; elles sont alors serrées les unes contre les autres, déformées par la pression de leurs voisines et le plus souvent très élargies à leur base. *Carassius auratus* lui-même, dont la muqueuse palatine dans les trois premiers quarts de la cavité buccale ne contient que de rares cellules caliciformes, se rapproche des autres espèces par la structure histologique du fond de sa bouche. Dans cette région, ses papilles microscopiques possèdent également de nombreuses cellules caliciformes, disposées les unes à côté des autres, principalement le long des parois des cryptes dont elles forment une bordure presque ininterrompue; au fond des cryptes, elles s'étagent parfois en deux et même trois rangées.

Ces cellules caliciformes de *Carassius auratus* ne présentent plus l'aspect irrégulier, sacciforme, que nous avons vu; elles commencent à se rapprocher du type que nous allons rencontrer dans l'intestin.

En effet, elles possèdent déjà un calice arrondi, débouchant

dans la cavité buccale par une mince ouverture, et elles se prolongent dans l'intérieur de la papille par un amincissement où se trouve le noyau; elles sont légèrement recourbées et orientées obliquement vers le pont de tissu conjonctif; en outre, elles sont assez grandes, en sorte qu'il ne reste guère de place dans la papille que pour deux ou trois strates de cellules épithéliales. Celles-ci sont orientées dans le sens vertical. Les cellules caliciformes, dans cette région du palais de *Carassius auratus*, manquent au sommet des papilles, où l'on rencontre à leur place, de chaque côté du bourgeon terminal, de nombreuses cellules plates devenues hexagonales par compression (Pl. 1, fig. 13).

Nous venons de voir dans les pages qui précèdent comment les trois zones primitives de cellules épithéliales sont fréquemment interrompues et désorientées par la formation des cellules caliciformes, des organes sensoriels et des replis du tissu conjonctif, ainsi que par celle des cryptes qui séparent les papilles microscopiques. Ces déformations des strates épithéliales ont eu pour principaux effets: 1° de comprimer dans le sens vertical les cellules arrondies du centre de l'épithélium; 2° d'amener les strates horizontales de la superficie à devenir également verticales. De cette façon, les bourgeons terminaux, les replis du tissu conjonctif et les cryptes sont partout entourées de strates verticales se dirigeant du tissu conjonctif au bord superficiel de l'épithélium. Cependant, nous avons constaté certaines régions du palais où les trois zones de cellules épithéliales n'ont pas été modifiées et où elles existent encore; ces régions se trouvent entre les bourgeons terminaux et les replis du tissu conjonctif, lorsque ces deux sortes d'évagination sont éloignées les unes des autres.

Or, vers le fond de la bouche, les cellules caliciformes sont en si grand nombre, les cryptes deviennent si profondes et les bourgeons sont parfois si rapprochés les uns des autres de manière à ne plus laisser entre eux qu'un faible espace, que

les régions où les trois zones existaient encore ont complètement disparu et que l'épithélium n'est plus composé que de strates en direction verticale. C'est ce que nous montre clairement la figure 10 (Pl. 1).

Mais il est un autre facteur qui concourt à produire le même résultat : l'extrême abondance des cellules épithéliales elles-mêmes, vers le fond de la bouche. Là, par le fait que l'épithélium est beaucoup plus élevé qu'à la partie antérieure de la cavité buccale, ce qui nous laisse supposer qu'il est plus âgé, les cellules épithéliales sont souvent très nombreuses et la prolifération qui continue de s'y faire tend à en augmenter encore le nombre. Il en résulte que, faute de place pour s'étaler, les cellules épithéliales se serrent les unes contre les autres et s'orientent ainsi verticalement. Nous avons trouvé, en effet, plusieurs endroits du palais où l'épithélium était très élevé, et où les strates étaient toutes en orientation verticale, malgré qu'il n'y eut en cet endroit aucun bourgeon terminal (Pl. 1, fig. 10).

Région plissée du fond de la bouche.

Nous avons vu, dans la partie de ce travail qui traite de l'examen général de la bouche, que le palais se termine par une courte région, qui avoisine les premières dents pharyngiennes et dont la muqueuse est sillonnée de plis plus ou moins allongés s'enchevêtrant les uns dans les autres. Cette région, quant à sa structure, fait transition entre la bouche et l'œsophage. Nous avons pu l'étudier chez *Carassius auratus*, *Cyprinus carpio*, *Leuciscus rutilus* et *Tinca vulgaris*.

Les plis qui sillonnent cette région sont très élevés et ont leur sommet légèrement arrondi; ils sont souvent bifurqués et toujours séparés les uns des autres par des cryptes profondes, parfois aiguës, d'autres fois arrondies, souvent bifurquées à leur tour (Pl. 1, fig. 11). Le tissu conjonctif s'évagine fortement dans l'axe de ces replis qui, ainsi que nous l'avons déjà fait observer, ressem-

blent beaucoup, quant à leur forme extérieure, aux replis intestinaux des Poissons en général.

L'épithélium qui recouvre ces plis est hautement différencié et composé de strates qui ne sont plus verticales, mais qui se dirigent perpendiculairement à droite et à gauche du tissu conjonctif. Au sommet des replis, de même qu'au fond des cryptes, les strates épithéliales sont disposées en éventail.

L'épithélium débute, dans sa profondeur, par une membrane basale qui n'est pas toujours nettement apparente et sur laquelle repose une première strate de cellules cylindriques, avec sommet pointu s'insinuant entre deux des cellules de la strate superposée (Pl. 1, fig. 12). Il n'existe pas de *stratum compactum*. La première strate de cette région, chez *Cyprinus carpio*, mérite que nous la décrivions spécialement, car elle diffère notablement de celle des autres espèces. Les cellules qui la composent sont, en effet, cubiques, disposées les unes à côté des autres en un ruban ininterrompu qui suit les sinuosités du tissu conjonctif; leurs noyaux sont arrondis et volumineux, et remplissent presque toute la cellule qui, en outre de sa forme spéciale, présente une coloration différente de celle des autres cellules épithéliales; cette première strate est très apparente et manque chez les autres espèces.

A sa superficie, l'épithélium de la région plissée est limité, aussi bien chez la Carpe que chez les autres Poissons, par une bordure de longues cellules claires, *cylindriques*, grêles, sans plateau et amincies à leur extrémité profonde. Au-dessous d'elles, d'autres cellules également claires et allongées s'étagent en deux ou trois strates; elles sont alors amincies à leurs deux extrémités, qui s'insinuent entre deux des cellules situées au-dessus et au-dessous (Pl. 1, fig. 12 et Pl. 2, fig. 1). La situation de leur noyau est assez variable; quelquefois ils sont placés à l'extrémité distale, d'autres fois au centre des cellules. Quoique ces longues cellules de bordure soient généralement déformées, ce sont bien des cellules cylin-

driques au sens histologique du mot, ainsi que nous avons pu nous en convaincre par l'examen de coupes horizontales.

Au-dessous de ces quelques strates de cellules cylindriques, nous trouvons d'autres cellules plus petites, plates, en direction verticale, et qui sont identiques à celles qui constituent l'épithélium de la région des papilles. Leur protoplasme semble plus fortement granuleux que celui des cellules de bordure, car il absorbe le colorant avec plus d'intensité. Ces strates sous-jacentes, par place, s'insinuent entre les cellules cylindriques, mais n'arrivent que rarement à se glisser jusqu'à la superficie; de temps en temps, cependant, nous en remarquons qui sont venues se loger entre le sommet de deux longues cellules, où elles sont comprimées et ont leur noyau arrondi.

Un examen attentif des coupes passant par cette région nous apprend que les cellules cylindriques proviennent des cellules plates sous-jacentes. En effet, celles qui sont situées le plus près du tissu conjonctif sont petites; à mesure que l'on avance vers la superficie, elles s'allongent et prennent une forme qui les rapproche de celle des cellules cylindriques, de sorte que, de la base au sommet de l'épithélium, on trouve tous les passages entre la cellule plate orientée verticalement et la cellule cylindrique.

Les cellules caliciformes sont nombreuses dans cette partie de la bouche et ont encore la forme de celles du palais. Dans la première moitié de la région des replis, elles ne sont pas assez abondantes pour se toucher, en sorte que la bordure des cellules cylindriques est bien apparente et très étendue. Mais, plus près des dents pharyngiennes, la structure de l'épithélium se modifie légèrement; les cellules caliciformes, principalement au fond des cryptes, augmentent en nombre et en grandeur. En plusieurs points, nous les voyons se succéder sans interruption et souvent même se superposer en deux étages, en sorte qu'elles prennent la place de la plupart des cellules cylindriques, qui n'existent plus dès lors qu'en de rares endroits.

Ainsi constituée, la structure histologique de la région la plus profonde de la bouche est identique à celle de l'œsophage; nous la décrirons, par conséquent, lorsque nous parlerons de cet organe.

Ajoutons encore que, dans la région des plis de *Carassius auratus*, les cellules cylindriques sont moins élevées que chez les autres Cyprinoïdes et que les cellules caliciformes y sont de nouveau peu répandues.

Les bourgeons terminaux sont excessivement rares dans cette région du palais.

Nous avons vu, lorsque nous avons fait l'examen général du palais, que la limite entre la région des plis et celle des papilles ne paraît pas bien tranchée; les dernières papilles fongiformes ou foliacées pénètrent entre les premiers replis, en sorte que, sur une coupe transversale passant par cette limite, on aperçoit des soulèvements qui sont des papilles et, situés à côté, d'autres soulèvements qui sont des replis. Il ne faudra donc pas s'étonner si nous trouvons dans les papilles de nombreux bourgeons terminaux. Mais, une fois que nous avons franchi cette limite et que les coupes n'atteignent plus que des replis, les bourgeons terminaux deviennent si rares que nous avons été longtemps avant de nous douter de leur présence; ils ne sont situés qu'au sommet de quelques-uns des replis.

L'allongement des cellules épithéliales dans le sens vertical, dû au mécanisme que nous avons signalé au cours de ce chapitre, nous indique comment se fait le passage entre les cellules épithéliales de la bouche et celles du reste de l'intestin. En effet, l'épithélium buccal, en dehors des cellules caliciformes et des organes sensoriels, n'est composé que de cellules plates superposées, tandis que l'épithélium intestinal ne contient que des cellules cylindriques placées les unes à côté des autres, et entre lesquelles se trouvent intercalées des cellules caliciformes.

Or, dans la région des replis du palais, c'est-à-dire celle qui sépare la bouche du reste du tractus intestinal, l'épithélium contient les deux sortes d'éléments auxquels nous faisons allusion : 1° A la base, des cellules plates dirigées dans le sens vertical et qui sont du même type, quoique orientées différemment, que les cellules plates du commencement de la bouche; 2° à la superficie, des cellules cylindriques sans plateau, encore peu régulières, il est vrai, mais ressemblant, quoique stratifiées, aux cellules épithéliales de l'intestin¹. Cette disposition se retrouvera dans l'œsophage; mais les cellules caliciformes y sont si abondantes qu'elles masquent presque complètement les cellules cylindriques. C'est donc bien ici la place de signaler la présence de cet *épithélium mixte* formant transition entre la structure de la bouche et celle de l'intestin.

Muqueuse linguale.

Nous n'avons étudié cette partie de la cavité buccale que chez *Leuciscus rutilus*.

L'histologie de la muqueuse linguale du Vengeron est en tous points semblable à celle de son palais; nous n'aurons donc pas à nous y arrêter longuement.

L'épithélium débute à sa base par une assise de hautes cellules cylindriques à sommet pointu qui sont fixées à une membrane basale peu apparente. Leurs noyaux sont alignés les uns à côté des autres et au-dessus de cette première assise se trouvent deux ou trois strates de cellules plates en direction verticale.

¹ Il y a lieu de rappeler ici que, d'après F. BÉGUIN (1902), le revêtement épithélial du fond de la bouche d'un Reptile (*Tropidonotus natrix* L.) est constitué à peu près de même façon : cet épithélium est limité à sa superficie par une strate de cellules cylindriques grêles, ciliées, alternant avec des cellules caliciformes, et ayant au-dessous une ou deux strates de nuclei très petits. La présence au sommet des cellules cylindriques d'un plateau cilié constituerait la seule différence entre l'épithélium buccal de *Tropidonotus natrix* et celui des Cypri-noïdes.

De même que dans le palais, le tissu conjonctif est limité par un large stratum compactum qui s'étend jusqu'à la membrane basale (Pl. 2, fig. 18).

A partir de l'extrémité antérieure de la langue, nous trouvons également les cellules épithéliales orientées en trois zones superposées : la zone profonde, dont les strates sont disposées perpendiculairement au tissu conjonctif et qui débute par l'assise de cellules cylindriques déjà mentionnée, la zone médiane composée de cellules arrondies, et la zone superficielle comprenant une douzaine de strates en direction horizontale. La surface de la langue, de même que celle du palais, est tapissée de nombreuses cellules caliciformes adultes ayant la même forme que celles qui ont été décrites jusqu'à présent. Dans l'intérieur de l'épithélium, nous remarquons également de nombreuses cellules caliciformes à des degrés divers d'évolution, de même que plusieurs cellules ordinaires dont les noyaux sont en voie de division directe.

Les bourgeons terminaux ne sont pas plus abondants dans la langue que dans le palais; ils sont constitués de la même façon dans ces deux parties de la bouche et ils se comportent, dans la désorientation et la compression des strates épithéliales, de même que les bourgeons terminaux de la muqueuse palatine; en sorte que, vers l'arrière-bouche, l'épithélium lingual n'est plus composé que de strates cellulaires orientées en direction verticale. De même que dans le palais, les papilles microscopiques sont souvent soulevées par des bourgeons terminaux jumeaux, ou ayant parfois trois ou quatre têtes; elles sont assez élevées et séparées par des cryptes profondes au fond desquelles l'organisation cellulaire est encore la même que dans les cryptes du palais.

L'histologie de la région des plis de la langue ne diffère pas non plus de celle du palais. Dans la partie antérieure de cette région, nous retrouvons la structure intermédiaire entre l'épithélium pavimenteux de la bouche et l'épithélium cylindrique de l'intestin. En d'autres termes, l'épithélium lingual est limité à sa

surface par deux ou trois strates de cellules cylindriques, entre lesquelles sont intercalées de nombreuses cellules caliciformes. Au-dessous de ces strates de bordure, se trouvent d'autres strates de cellules plates en direction verticale. Mais, vers l'extrémité la plus postérieure de la langue, les cellules caliciformes augmentent en nombre et en grandeur, en sorte qu'elles tendent à remplacer les cellules cylindriques.

Nous avons déjà signalé le fait que, dans la langue, la région des plis couvre un plus grand espace que dans le palais.

ŒSOPHAGE

Résumé des faits acquis.

L'œsophage des Téléostéens est constitué, dans la règle, de plusieurs couches de cellules plates et cubiques dépourvues de cils. On a signalé cependant quelques espèces de Poissons chez lesquelles l'épithélium œsophagien est, par place, cilié et disposé sur une seule couche, tandis que, en d'autres endroits, il est pavimenteux et disposé en plusieurs strates. Mais cette dernière structure constitue plutôt une exception parmi les Téléostéens. Des cellules caliciformes en nombre considérable sont toujours intercalées entre les cellules épithéliales, où on les trouve à des degrés divers de croissance.

L'œsophage des Cyprinoïdes ne diffère pas énormément de celui des autres Téléostéens; il semble que l'absence d'estomac, chez les premiers, n'ait pas amené de modification histologique de leur muqueuse œsophagienne.

D'après EDINGER (1876), les cellules plates, disposées en plusieurs strates et intercalées de nombreuses cellules caliciformes, sont situées surtout dans la partie antérieure de l'œsophage, tandis que la portion la plus voisine de l'intestin est recouverte d'un épithélium cylindrique, ayant encore quelques cellules cali-

ciformes. OPPEL (1897) indique que l'œsophage de la Carpe est sillonné d'un système de plis très accentué, chaque pli donnant naissance à de nombreux replis secondaires; dans l'œsophage de la Tanche, l'épithélium se continue sans démarcation de l'œsophage à l'intestin.

Selon PILLIET (1885), l'épithélium de l'œsophage ressemble exactement au corps de MALPIGHI de la peau d'un Poisson sans écailles; il est formé de plusieurs couches de cellules, les plus profondes, étroites, allongées, à noyau oblong et volumineux, nucléolé; ces cellules sont implantées perpendiculairement sur le chorion, sans membrane basale bien nette. Au-dessus, avec toutes les formes de transition, les cellules deviennent polygonales, puis aplaties parallèlement au chorion. Au milieu de ces éléments se voient de grosses vacuoles claires répondant à des cellules caliciformes. Ces cellules proviennent des cellules de la couche profonde qui prennent ces caractères vésiculeux; l'élément, toujours gonflé par la production du mucus, devient sphérique. Ces cellules caliciformes ne sont pas plus nombreuses dans l'œsophage que dans la peau des Poissons. La transition entre l'œsophage et l'estomac est brusque; les cellules ovoïdes claires font place au revêtement de la surface stomacale dont les éléments sont cylindriques.

L'œsophage des Téléostéens est parcouru sur toute son étendue par des plis, le plus souvent longitudinaux, au sommet desquels l'épithélium présente une disposition en éventail; dans le fond des sillons qui séparent ces plis, il se forme parfois des cryptes profondes, tapissées de cellules épithéliales plus longues et plus étroites que celles de la superficie, et entre lesquelles abondent les cellules caliciformes. Ces cryptes sont le siège principal de la formation du mucus; mais il n'existe pas, dans l'œsophage des Poissons, de glandes proprement dites, telles que celles qui existent dans la muqueuse œsophagienne de certains Amphibiens.

Recherches personnelles.

EXAMEN GÉNÉRAL DE L'ŒSOPHAGE.

L'œsophage des Cyprinoïdes est très court; il a la forme d'un canal évasé en entonnoir qui, depuis le pharynx, descend légèrement pour se souder à la partie antérieure de l'intestin. Les cinq espèces que nous étudions possèdent un œsophage nettement caractérisé¹, disposé de la façon que nous venons d'indiquer et que nous allons étudier après que, ouvert longitudinalement et étalé, il a été fixé, de même que la muqueuse buccale, au moyen du formol-alcool. Tout d'abord, nous remarquons qu'il est plissé longitudinalement suivant le mode qui est général chez les Téléostéens, mais qu'il présente cependant, suivant les espèces, quelques variations.

Chez *Tinca vulgaris*, l'œsophage comporte une dizaine de gros plis longitudinaux, rectilignes, visibles à l'œil nu et entre lesquels, au moyen d'une forte loupe, on aperçoit d'autres plis très fins, également longitudinaux et rectilignes. Entre ces derniers plis, l'examen microscopique nous en indique la présence de plusieurs autres. Les gros plis se continuent dans l'intestin; là, ils se compliquent, sur chacun de leurs côtés, de courts plissements latéraux qui sont serrés les uns contre les autres. C'est l'endroit où ces plissements latéraux commencent à se former qui constitue la limite entre l'œsophage et l'intestin.

Chez *Leuciscus rutilus*, nous trouvons aussi une dizaine de plis longitudinaux; mais, au lieu d'être rectilignes, ces plis sont légèrement sinueux; en outre, ils sont bifurqués en quelques endroits et donnent aussi naissance à quelques anastomoses obliques, qui les réunissent en plusieurs points. Dans les mailles,

¹ PILLIET (1885) a constaté l'absence d'œsophage chez le Turbot et la Sole; chez ces Poissons, les glandes à pepsine existent déjà immédiatement après le pharynx.



assez élargies, du réseau ainsi constitué, on remarque d'autres plis plus petits, irréguliers, visibles au moyen d'une loupe et séparés les uns des autres par une troisième sorte de plis que seul le microscope peut apercevoir. Aucun pli ne pénètre dans l'intestin ; ils s'arrêtent tous brusquement au même niveau. Leur disparition délimite la fin de l'œsophage.

L'œsophage de *Carassius auratus* montre, à son tour, une quinzaine de plis longitudinaux parallèles, rectilignes et régulièrement espacés les uns des autres. Entre ceux-ci, s'en trouvent d'autres qui ne peuvent s'apercevoir qu'au moyen du microscope. Chacun de ces replis, aussi bien les gros que les petits, se continuent dans l'intestin, en sorte que la seule limite que l'on puisse fixer entre ces deux parties du tube digestif, est établie par la présence des replis irréguliers qui existent au commencement de l'intestin.

Chez *Cyprinus carpio*, nous trouvons de même dix à douze plis longitudinaux qui, douze millimètres environ après le pharynx, se bifurquent ; chaque bifurcation se continue dans l'intestin, où elle donne lieu à de nombreuses anastomoses. Les points de bifurcation des gros plis sont tous au même niveau, et c'est cet alignement qui marque la limite entre l'œsophage et le reste du tractus intestinal. Entre ces gros plis, le microscope en découvre toute une série d'autres très fins et serrés les uns contre les autres, mais non bifurqués.

Nous n'avons pas étudié l'œsophage du Barbeau.

HISTOLOGIE DE LA MUQUEUSE ŒSOPHAGIENNE.

D'une manière générale, l'épithélium de l'œsophage des Cyprinoides est composé des éléments suivants :

1° des cellules plates en strates dirigées perpendiculairement au tissu conjonctif ;

2° des cellules arrondies ou hexagonales par compression ;

3° des cellules cylindriques et claires ;

4° des cellules caliciformes ;

5° des bourgeons terminaux.

Il est constamment limité dans sa profondeur, sauf cependant chez *Cyprinus carpio*, par une strate de cellules cylindriques élevées, à sommet pointu, qui sont alignées les unes à côté des autres le long du bord du tissu conjonctif dont elles suivent les moindres sinuosités. Il ne semble pas qu'il y ait de membrane basale ou, si elle existe, elle est du moins fort peu apparente. Le tissu conjonctif n'est pas limité superficiellement par un stratum compactum.

Au-dessus, nous trouvons un certain nombre de strates composées de cellules plates semblables à celles de la bouche ; c'est-à-dire que leur centre est élargi de manière à contenir le noyau et que leurs extrémités se terminent par un amincissement qui s'insinue entre deux cellules voisines. Ces strates sont orientées verticalement dans certaines régions où la surface de l'épithélium est plane, tandis que dans les plis elles sont orientées perpendiculairement au bord du tissu conjonctif. Elles se continuent ainsi jusqu'au sommet de l'épithélium, où se trouvent des cellules caliciformes en abondance qui, à l'entrée de l'œsophage, ont encore la même forme que dans la bouche, tandis que plus près de l'intestin elles tendent à s'allonger et à modifier leur forme.

Les cellules caliciformes de l'œsophage sont alignées les unes à côté des autres, mais ne sont cependant pas répandues sur toute la surface de la muqueuse ; en effet, elles manquent au sommet de certains plis qui sont plus élevés que les autres et elles font défaut en certains endroits, où elles sont alors remplacées par des cellules épithéliales ordinaires qui se sont allongées vers la superficie, de manière à prendre la forme cylindrique que nous avons déjà signalée dans la région des plis de la muqueuse palatine.

Les cellules arrondies se rencontrent partout où ne s'est produit aucune pression due à la formation d'un organe sensoriel ou d'une évagination du tissu conjonctif. C'est surtout au sommet des plis et au-dessous des cryptes qu'on les trouve en abondance. Dans ces régions, elles deviennent souvent hexagonales par compression.

En maints endroits, nous retrouvons dans l'œsophage ce que nous avons déjà observé dans la région du palais qui est sillonnée de plis. C'est-à-dire que, à la superficie de l'épithélium, là où les cellules caliciformes sont espacées, il existe quelques cellules cylindriques claires, sans plateau et plus ou moins allongées. Ces cellules cylindriques semblent provenir de l'allongement extrême de cellules plates aux endroits où aucun élément ne peut empêcher cet allongement; elles se montrent surtout sur les côtés des plis.

Les bourgeons terminaux sont encore assez répandus dans la muqueuse œsophagienne; ils ont la même forme et la même structure que ceux du palais et de la langue, mais ils ne se trouvent pas au centre d'une papille, puisque ces soulèvements de l'épithélium n'existent plus dans l'œsophage. Ils sont, dans la grande majorité des cas, situés au sommet des plis les plus élevés et reposent directement sur le tissu conjonctif; celui-ci ne pousse alors aucun prolongement vers eux. Exceptionnellement, nous en trouvons parfois qui viennent déboucher sur les côtés des plis.

Maintenant que nous avons présenté les différents éléments qui composent l'épithélium de l'œsophage des Cyprinoïdes, voyons comment ces éléments sont répartis les uns par rapport aux autres.

La muqueuse œsophagienne, avons-nous dit, est couverte d'une quantité de plis longitudinaux parallèles les uns aux autres, dont les uns sont microscopiques et les autres sont seuls visibles à l'œil nu. L'examen de coupes transversales nous apprend que

ces derniers possèdent à leur tour d'autres plis microscopiques, également longitudinaux et parallèles. Ces deux sortes de plis microscopiques ont une structure identique; nous pouvons donc les comprendre dans une même description¹.

Ces plis se répartissent régulièrement sur toute la surface interne de l'œsophage et sont séparés les uns des autres par des cryptes profondes dont les bords sont droits et parallèles, ou bien ouverts en forme de V. Il existe parfois entre deux de ces plis des espaces d'une certaine étendue où la surface de l'épithélium est plane; mais nous pensons que ces espaces plans ne sont autres que des cryptes qui ont été par trop étirées au moment de la fixation.

Au sommet des plis, où l'épithélium est moins épais que sur les côtés et au fond des cryptes, les strates épithéliales sont disposées en éventail. Ici, les cellules caliciformes sont peu abondantes et laissent entre elles des espaces où les cellules épithéliales superficielles sont souvent arrondies ou hexagonales par compression. De chaque côté des plis, à mesure que l'on s'approche de leur base, les cellules caliciformes deviennent plus nombreuses, se touchent les unes les autres, sans même laisser entre elles l'espace nécessaire à une ou deux strates de cellules épithéliales et finissent par devenir si abondantes qu'elles doivent se superposer en deux ou trois rangées.

Mais c'est sans contredit au fond des cryptes qu'elles atteignent le plus grand nombre. L'épithélium, ici, est très épais; malgré cela, les cellules caliciformes, par le fait qu'elles sont disposées en cinq ou six étages, descendent jusque tout près du bord du tissu conjonctif, de telle sorte que l'on ne trouve plus guère au fond des cryptes que trois ou quatre strates de cellules

¹ Nous étudierons plus loin, chez *Leuciscus rutilus*, un certain nombre de plis ayant une structure différente et qui ne se retrouvent pas chez les autres Cyprinoïdes. Ces plis sont intercalés entre d'autres qui ont alors une structure générale identique à celle que nous décrivons maintenant.

épithéliales non différenciées. Nous avons rencontré, chez la Carpe âgée et chez le Vengeron, certaines cryptes au fond desquelles les cellules caliciformes étaient en telle quantité qu'il n'y avait plus qu'une seule strate de cellules ordinaires au-dessus du tissu conjonctif.

Nous devons signaler maintenant deux détails de structure dont l'un est particulier à la Carpe et l'autre au Vengeron.

Chez *Cyprinus carpio*, la base de l'épithélium œsophagien est faite par une strate de grosses cellules cubiques, que nous avons du reste déjà rencontrée dans l'épithélium de la région des plis du palais. Ces cellules cubiques, qui apparaissent colorées un peu différemment que les autres cellules épithéliales, possèdent chacune un gros noyau arrondi et suivent les sinuosités du tissu conjonctif. Au-dessus d'elles s'étagent, de la même façon que chez les autres Cyprinoïdes, les autres éléments de l'épithélium dont la première strate est composée également de cellules cylindriques à sommet pointu.

Chez *Leuciscus rutilus*, outre des plis microscopiques constitués de la même façon que ceux des autres Cyprinoïdes (Pl. 2, fig. 21), il en existe dont la structure est tout différente. Ces derniers sont pointus, à peu près deux fois plus élevés que les autres et le tissu conjonctif se soulève fortement dans leur axe; ils sont répartis, de temps en temps, entre deux des plis ordinaires. A leur sommet, l'épithélium n'est pas disposé en éventail, mais est très épais, presque uniquement composé d'un grand nombre de cellules arrondies, devenues souvent, surtout dans le voisinage de la surface, hexagonales par compression (Pl. 2, fig. 20).

Cette organisation embrasse seulement la *moitié supérieure* de ces plis où, ainsi que nous l'avons dit, les cellules caliciformes font souvent défaut; et quand ils existent, ces éléments sont de taille réduite. La structure de la *moitié inférieure* est identique à celle du reste de l'œsophage, avec stratification plate dirigée

perpendiculairement au bord du tissu conjonctif, et se terminant, à la superficie, par de nombreuses cellules caliciformes et quelques cellules cylindriques. La limite entre ces deux moitiés de structure si différente apparaît insensiblement à la même hauteur que les petits plis.

Mais ce qui frappe le plus dans l'organisation de ces plis élevés, c'est que leur moitié supérieure est colorée tout différemment que le reste de l'œsophage, alors qu'aucune technique spéciale, autre que celle que nous avons toujours employée, n'a été utilisée. Au moyen de cette technique, l'épithélium œsophagien est coloré en bleu-violet, tandis que seule la moitié supérieure des plis élevés est colorée en rouge ; et cette différence de teinte commence à se montrer graduellement à mesure que la structure épithéliale normale cesse. Cette particularité a été retrouvée à chacune des coupes passant par l'œsophage du Vengeron.

Nous ne pouvons nous expliquer la présence, dans un même épithélium, de deux zones superposées ayant acquis, sous l'influence d'un même réactif, deux colorations différentes. Nous devons toutefois rappeler que les plis en question étant plus élevés que les autres sont, à leur moitié supérieure, composés de cellules plus âgées que celles de leur moitié inférieure ou que celles des autres plis plus petits ; nous avons vu, en effet, que la prolifération se fait avec plus d'intensité à la base qu'au sommet de l'épithélium. Nous sommes donc amené à supposer qu'à partir d'un certain âge, des cellules au moyen d'un même réactif se colorent différemment que d'autres, de même espèce, mais plus jeunes.

En second lieu, nous avons remarqué que les cellules caliciformes manquent presque complètement dans la partie de ces plis qui est colorée en rouge. Cela semblerait donc indiquer qu'à partir d'un certain âge les cellules épithéliales n'ont plus la faculté de se différencier en cellules caliciformes.

Limite entre l'œsophage et l'intestin.

On admet généralement que cette limite se fait brusquement et qu'il n'y a aucune transition entre ces deux portions du tube digestif.

Nous avons déjà signalé, dans la région plissée du palais des Cyprinoïdes, la présence de cellules cylindriques en certains endroits de la superficie de l'épithélium et nous avons pu montrer comment elles dérivent des cellules plates sous-jacentes. Une disposition analogue a été retrouvée dans l'œsophage jusqu'aux confins de l'intestin, en sorte que ces cellules cylindriques peuvent être considérées comme formant une sorte de transition entre l'épithélium purement stratifié de la bouche et l'épithélium cylindrique de l'intestin.

Mais, en dehors de cette transition, il en existe une autre que nos coupes ont pu mettre en évidence ; elle se voit dans ceux des plis de l'œsophage qui se poursuivent dans l'intestin. La structure cylindrique de ces plis s'étend bien avant dans l'œsophage. En effet, les dernières coupes transversales passant au travers de cet organe montrent que les gros plis y sont recouverts d'un épithélium composé de cellules cylindriques, c'est-à-dire comme dans l'intestin, et que les cryptes qui séparent ces plis ont la structure stratifiée de l'œsophage avec de nombreuses cellules caliciformes. Celles-ci sont allongées et se terminent en pointe ; elles se rapprochent donc des cellules caliciformes intestinales (Pl. 2, fig. 19). Cette région a son importance et mérite d'être décrite.

Les cellules cylindriques qui recouvrent le sommet de ces plis sont allongées, serrées les unes contre les autres, en sorte que leur base est excessivement mince ; elles sont munies d'un plateau, ce qui est un caractère important montrant qu'elles appartiennent bien à l'intestin, et leur membrane limite s'aperçoit nettement jusqu'au bord du tissu conjonctif (Pl. 2, fig. 24 *cy.p*).

Il n'y a pas, dans cette région, de cellules caliciformes intercalées entre les cellules cylindriques du sommet des plis. Les cryptes, avons-nous dit, sont constituées de la même façon que partout ailleurs dans l'œsophage.

Mais c'est de chaque côté de ces plis, à mi-chemin entre leur sommet et le fond des cryptes, que se fait la transition entre les deux structures. Là, sur un court espace, l'épithélium est formé d'une première strate de cellules cylindriques à sommet pointu, au-dessus de laquelle apparaissent trois ou quatre strates de cellules plates en direction verticale. Celles-ci s'allongent à mesure que l'on approche de la superficie, et l'épithélium se termine à sa surface *par une bordure de hautes cellules cylindriques à plateau*, régulièrement alignées les unes à côté des autres, et ayant leurs parois droites et perpendiculaires au bord superficiel (Pl. 2, fig. 23 *em*).

Les plis de l'œsophage, dans le voisinage de l'intestin, se trouvent être ainsi tapissés de chaque côté par un épithélium dont la structure participe exactement des deux sortes d'organisations cellulaires, celle de l'œsophage et celle de l'intestin. Cet épithélium mixte a été retrouvé sur les côtés de chacun des plis œsophagiens de la Tanche, de la Carpe, du Vengeron et de la Dorade. Chez la Carpe, l'épithélium mixte couvre parfois une superficie assez étendue (Pl. 2, fig. 22).

Il existe donc une différence importante à constater entre l'épithélium que nous avons remarqué dans la région plissée de la bouche et l'épithélium mixte que nous venons de signaler dans la région qui limite l'intestin : les cellules cylindriques de la superficie, dans le premier cas, ne sont pas surmontées d'un plateau, tandis que, dans le second cas, elles en possèdent un qui est bien différencié.

Ajoutons que, dans la portion cylindrique des plis de l'œsophage, on remarque de temps en temps, intercalée entre deux cellules cylindriques, soit à la base, soit au sommet de l'épithé-

lium, une cellule plate qui semble comme un reste de l'œsophage (Pl. 2, fig. 23 *cp*).

Les cellules caliciformes de la région limite montrent également, dans leur forme, une transition entre celles de l'œsophage et celles de l'intestin. Nous avons vu qu'elles ont encore, dans le premier de ces organes, le même aspect sacciforme que dans la bouche. Dans l'intestin, nous allons les trouver plus étroites, avec un calice arrondi, bien délimité. Or, sur les côtés des cryptes de la région limitrophe, ainsi qu'au tout commencement de l'intestin, elles affectent une forme intermédiaire, ainsi que le montre la figure 19 (Pl. 2).

Desquamation des cellules épithéliales.

Il nous reste à parler maintenant d'un phénomène de desquamation des cellules épithéliales superficielles, qui intéresse la cavité buccale aussi bien que l'œsophage.

Nous avons vu que de nombreuses cellules dont les noyaux sont en voie de division directe se rencontrent dans l'épithélium, aussi bien dans la bouche que dans l'œsophage, et que ces cellules se trouvent principalement dans les strates sous-jacentes, tandis qu'elles font défaut dans les strates de la superficie. Nous en avons conclu que la muqueuse de ces deux organes est limitée superficiellement par une ou deux strates de cellules mortes et que la prolifération cellulaire se fait surtout dans les parties profondes de l'épithélium.

Dans la première moitié de la bouche, les cellules qui limitent l'épithélium ne présentent rien d'anormal et ne paraissent pas constituées d'une autre manière, ni colorées différemment que les cellules sous-jacentes. Mais, dans la seconde moitié de la bouche, nous avons remarqué, principalement chez le Vengeron, que les cellules de la superficie se détériorent, se déforment, s'arrondissent, semblent même s'épaissir, et qu'elles forment, en

plusieurs points de la surface, une sorte de revêtement informe, irrégulier, ayant plus d'épaisseur en certains endroits qu'en d'autres; ces cellules conservent quand même une structure cellulaire apparente, avec un noyau arrondi, que la technique employée met bien en évidence; elles absorbent en outre le colorant d'une manière différente que les cellules du reste de l'épithélium, et paraissent opaques et plus foncées. En regardant plus attentivement les régions où ce phénomène se présente, on remarque que les cellules se soulèvent légèrement et qu'après avoir formé un amas plus ou moins épais, elles quittent l'épithélium, sous l'effet de la poussée produite par les cellules sous-jacentes qui tendent à les remplacer, pour se répandre dans la cavité buccale d'où elles sont vraisemblablement entraînées avec le bol alimentaire. Nous assistons là à un phénomène de desquamation de cellules épithéliales superficielles, analogue à celui qui se produit chez d'autres Vertébrés à la surface de l'épiderme de certaines parties du corps et qui, dans le cas qui nous occupe, semble être dû au mécanisme de la mastication.

Ce revêtement de cellules mortes se rencontre aussi bien dans la région du palais qui est soulevée par les papilles microscopiques que dans celle qui est sillonnée de plis. On ne le trouve jamais au fond ni sur les côtés des cryptes; nous ne l'avons pas constaté non plus dans la langue. En certains endroits, il a peu d'importance et ne comprend qu'un petit nombre de cellules qui se détachent des cellules sous-jacentes, se soulèvent légèrement, laissant entre elles et le bord de l'épithélium un court espace (Pl. 1, fig. 16 *cm*). Mais, en d'autres points de la muqueuse, le phénomène devient plus intense; il embrasse alors plusieurs strates de cellules qui s'étagent les unes sur les autres, formant des amas parfois assez épais. La desquamation se présente aussi bien dans les régions où les cellules épithéliales superficielles sont orientées horizontalement que là où elles sont en direction verticale (Pl. 1, fig. 14 et 15 *cm*). Les cellules caliciformes, de

même que les cellules cylindriques sans plateau, existent également aux points où ce phénomène a lieu.

Chez les exemplaires de Vengeron que nous avons disséqués, la desquamation des cellules épithéliales est très intense et couvre le sommet de la plupart des papilles et des plis du palais, tandis que chez la Carpe et la Tanche elle ne se fait qu'en de rares endroits, où elle ne comprend jamais que deux ou trois cellules à la fois. Chez la Dorade, ce phénomène fait complètement défaut.

Une desquamation analogue se fait aussi dans l'œsophage, mais avec moins d'intensité encore que dans la bouche. C'est surtout chez le Vengeron qu'il nous a été donné de l'observer avec beaucoup de détails. Mais elle n'a lieu qu'au sommet des plis élevés qui, nous l'avons vu, est coloré différemment que le reste de l'épithélium et qui est dépourvu de cellules caliciformes. Le phénomène n'atteint pas non plus les petits plis et les cryptes qui les séparent.

INTESTIN

Résumé des faits acquis.

L'intestin proprement dit des Poissons Cyprinoïdes fait suite à l'œsophage, et il n'y a pas d'estomac au sens histologique du mot.

La muqueuse intestinale des Téléostéens est plissée de façon très diverse; ces replis, qui sont le plus souvent longitudinaux, sont dus à la multiplication intense des cellules épithéliales dans un espace restreint. Leur principal effet est d'augmenter la surface d'absorption de l'intestin.

VALATOUR (1861), qui a étudié ces plis, montre comment ils se compliquent progressivement et conclut à une évolution phylogénétique de ces systèmes à travers la série des Poissons.

En effet, chez les embryons ou chez les Poissons inférieurs, la muqueuse intestinale est lisse, ou à peu près, et des plis n'apparaissent que chez les Cyclostomes, où ils sont encore peu accentués, et chez les Sélaciens, les Ganoïdes et les Téléostéens adultes, où ils sont plus accusés et où ils se compliquent d'une infinité de replis secondaires.

Les plis longitudinaux sont parfois réunis par des replis transversaux; il se produit de la sorte des cryptes de forme et de profondeur variables. Lorsque ces plis sont en grand nombre et par conséquent serrés les uns contre les autres, ce qui se rencontre le plus souvent chez les Poissons âgés, ainsi que nous le verrons plus loin, la muqueuse se trouve tapissée d'un réseau si compact que les cryptes deviennent ainsi de véritables tubes, profonds, implantés dans l'épithélium et se touchant les uns les autres sur toute la superficie de l'intestin. VALATOUR attache une grande importance à cette disposition et, comme ces cryptes sont composées de deux sortes de cellules (cellules cylindriques et caliciformes), il voit en elles l'origine des *glandes tubulaires*.

De même EDINGER (1876), en admettant le passage des mailles longitudinales aux cryptes rondes, par la simple multiplication des plis, conclut à une évolution phylogénétique de ces systèmes.

GAREL (1879) va plus loin; il estime que les cryptes, devenant de plus en plus profondes et régulières par le resserrement des plis longitudinaux et transversaux, sont l'origine des glandes de LIEBERKÜHN, et CATTANEO (1886), de son côté, en basant son opinion sur ce qu'il a observé chez *Tinca vulgaris*, se rallie à l'avis exprimé par GAREL. Cependant tous les Poissons ne présentent pas le dispositif signalé par ces auteurs et qui semble constituer plutôt une exception, car l'intestin de la plupart des espèces possède des replis longitudinaux ou transversaux qui ne sont pas réunis par des ponts transverses.

L'épithélium qui recouvre la muqueuse intestinale s'infléchit autour des replis et autres évaginations que produit le tissu conjonctif; il est composé de cellules cylindriques ou coniques, rarement ciliées. L'extrémité superficielle de ces cellules est parfois différenciée et recouverte d'une sorte de plateau strié de fins canicules poreux; l'extrémité profonde, plus ou moins pointue, s'enfonce dans le tissu conjonctif sous-jacent.

Dans l'intestin de quelques Téléostéens (*Rhombus aculatus*, *Syngnathus acus*, etc.), on rencontre cependant des cellules ciliées. EDINGER (1876) estime qu'elles sont alors un reste du temps où les ancêtres de ces Poissons possédaient un estomac; on sait, en effet, que la présence de cellules ciliées est la règle chez la plupart des Poissons inférieurs et qu'elles se retrouvent tout le long de l'intestin des Cyclostomes et dans la partie antérieure de celui des Sélaciens et des Ganoïdes.

Entre les cellules épithéliales sont intercalées des cellules caliciformes longues et étroites, ou courtes et renflées, dont le sommet est surmonté généralement d'une goutte de mucus, qui se déverse dans la cavité intestinale.

La muqueuse intestinale des Cyprinoïdes n'a pas été étudiée en détails et on la regarde généralement comme étant disposée de même façon que celle des autres Téléostéens. C'est surtout BIEDERMANN (1887), qui a étudié l'intestin de quelques Cyprinoïdes sans estomac, dont le travail a le plus contribué à montrer que cette partie du tractus intestinal ne diffère pas, quant à sa structure, de l'intestin des autres Téléostéens.

Une abondante littérature existe au sujet des cellules caliciformes intestinales chez les Poissons en général; elle se trouve résumée tout au long dans OPPEL (1897) et nous renvoyons à cet ouvrage ceux de nos lecteurs que la question intéresse.

Chez les Cyprinoïdes, les cellules caliciformes ont été étudiées plus spécialement par LEYDIG (d'après OPPEL 1897) et GAREL (1879). Ce dernier, qui les décrit en détail dans l'intestin de la

Carpe et de la Tanche, où il leur attribue le rôle de fabriquer et de sécréter le mucus, les tient pour des *glandes mono-cellulaires*. Après avoir constaté qu'elles font défaut chez les jeunes, où l'épithélium intestinal n'est composé que de cellules cylindriques, il admet qu'elles proviennent de la différenciation de cellules épithéliales ordinaires et que, dès leur apparition au cours de l'ontogénie des Poissons, l'épithélium de leur intestin n'est plus homogène, mais composé de deux sortes de cellules. Pour GAREL la réunion de plusieurs cellules caliciformes débouchant en un même point au fond d'une crypte et entourées de cellules cylindriques doit être considérée comme une *glande muqueuse*.

Quoi qu'il en soit, les auteurs s'accordent à reconnaître aux cellules caliciformes une forme et une structure qui varient à l'infini suivant les espèces et suivant les régions du tractus intestinal. Elles possèdent généralement un *calice* plus ou moins sphérique, débouchant dans la cavité intestinale par une mince ouverture et se terminent postérieurement par un amincissement qui s'insinue entre deux cellules cylindriques.

Le tube digestif des Cyprinoïdes débute, dans la règle, par une région renflée, plus ou moins extensible suivant l'état physiologique de l'animal, et qui fait suite immédiatement à l'œsophage. C'est cette région renflée que beaucoup d'auteurs prirent, jadis, pour un estomac.

En réalité, ainsi que l'ont démontré VALATOUR (1861), BIEDERMANN (1875), LUCHAU (1878), GAREL (1879), CATTANEO (1886), DECKER (1887), MECKEL, BRINTON et LANGER (d'après OPPEL 1896), la plupart des Cyprinoïdes, et en particulier ceux dont nous nous occupons, manquent d'estomac au sens histologique du mot; leur intestin moyen fait suite directement à l'œsophage et se continue, sans différenciation morphologique autre que l'élargissement de sa partie antérieure, jusqu'à l'anus.

Les principales raisons qui ont été données en faveur de cette manière de voir sont les suivantes :

1° L'absence complète de glandes gastriques dans la partie renflée du tube digestif. On sait que, chez les Poissons, les glandes à pepsine n'existent que dans l'estomac.

2° Le fait que le canal cholédoque débouche, chez les Poissons sans estomac, à deux ou trois millimètres de l'œsophage, tandis que d'une manière générale il est repoussé en arrière de l'estomac et débouche régulièrement dans la portion antérieure de l'intestin moyen.

A ces arguments qui, à eux seuls, suffisent à montrer que la portion renflée du tube digestif des Cyprinoïdes doit être considérée, non pas comme un estomac dépourvu de glandes, mais comme la partie antérieure de l'intestin, nous pouvons ajouter les suivants :

3° L'intérieur de l'estomac des Poissons, d'une manière générale, est couvert de plis fins, tandis que leur intestin, au contraire, possède des plis élevés, irréguliers; une limite bien tranchée (pylore) existe entre les deux parties. Or, ici, de gros plis apparaissent dès l'œsophage et se retrouvent identiques, jusque vers l'anus, sans qu'il y ait de limite entre la partie renflée et le reste du tube digestif.

4° Il n'y a jamais de cellules caliciformes dans l'épithélium stomacal. Or, chez les Poissons dont nous nous occupons, l'histologie nous montre que les cellules caliciformes abondent déjà dès l'œsophage et se rencontrent jusqu'à l'anus.

5° La physiologie vient encore confirmer cette manière de voir : les réactions de la partie qui fait suite à l'œsophage sont, chez les Cyprinoïdes, alcalines ou neutres, de même que dans l'intestin des Poissons en général, tandis que les réactions de l'estomac sont le plus souvent acides.

6° Enfin, il n'existe aucune différence entre la structure intime des cellules épithéliales de la partie renflée de l'intestin et celle des cellules du reste de ce tube, tandis que, chez la plupart des Poissons à estomac différencié, les cellules de ces deux régions

ont un aspect différent. En effet, l'épithélium de l'estomac est, dans la règle, composé d'une seule couche de cellules cylindriques, non ciliées, dont le protoplasma superficiel a un aspect différent de celui de la profondeur de la cellule. OPPEL (1896) distingue ces deux portions de cellules de l'épithélium stomacal sous les noms de *portion protoplasmatique* ou *basale* (protoplasmatische Teil) et de *portion supérieure* (oberende Teil). Les cellules épithéliales de l'intestin, cylindriques et disposées aussi sur une seule couche, ont souvent un plateau strié de fins canalicules poreux ; mais leur protoplasma, à la superficie, n'a pas une structure différente de celle de la profondeur. Or, nous verrons plus loin que les cellules épithéliales de l'intestin ont une structure qui, depuis l'œsophage jusqu'à l'anus, est partout la même et que celles de la portion renflée ne se font nullement remarquer par une portion protoplasmatique et une portion supérieure.

Recherches personnelles.

EXAMEN GÉNÉRAL DE L'INTESTIN.

De même que pour la muqueuse buccale et celle de l'œsophage, nous examinerons l'intestin étalé et fixé au formol-alcool.

Lorsqu'on ouvre, par le côté gauche, un des cinq Cyprinoïdes qui forment l'objet de cette étude, nous remarquons, après avoir enlevé une partie des organes génitaux et du foie, que le tube digestif présente, tout de suite après le pharynx et sur un espace de deux à trois millimètres, un rétrécissement qui est l'œsophage. Après l'œsophage, le tube digestif présente une portion renflée, rectiligne, qui s'étend en arrière, presque jusqu'à la limite de la cavité abdominale.

Cette portion renflée est très extensible et grossira plus ou moins suivant la quantité de nourriture qui y sera contenue ; ainsi, chez un Poisson inanitié depuis plusieurs jours, cette por-



tion n'est guère plus large que le reste de l'intestin, tandis qu'un individu disséqué quelques instants après un copieux repas a cette partie distendue et plus volumineuse.

A partir de cette première partie, le tube digestif s'amincit subitement, se contourne sur lui-même, puis revient dans la direction de la bouche en passant à gauche de la portion renflée. Arrivé dans le voisinage de l'œsophage, il forme alors un coude arrondi et revient dans la direction de l'anus, en passant au-dessous de la portion renflée.

Après ce deuxième coude, l'intestin, chez *Tinca vulgaris*, *Leuciscus rutilus* et *Barbus fluviatilis*, atteint directement l'anus. Mais, chez *Cyprinus carpio* et *Carassius auratus*, il se courbe encore deux fois sur lui-même avant d'aller déboucher à l'orifice anal.

Nous ajouterons que, chez quelques Carpes ayant séjourné plusieurs mois dans les aquariums de l'Institut de Zoologie, où elles avaient été soumises à des expériences d'alimentation, le tube intestinal avait pris une disposition légèrement différente de celle que nous venons de décrire.

L'intestin des Cyprinoides qui, comme nous l'avons vu, s'étend de l'œsophage à l'anus, est tapissé intérieurement d'une muqueuse brunâtre sillonnée par une infinité de plis dont la forme varie suivant les espèces. Chez toutes celles que nous avons examinées, ces plis sont *longitudinaux* et s'étendent *sans interruption* de l'œsophage à l'anus.

Chez *Leuciscus rutilus*, l'intestin débute cependant, là où les plis de l'œsophage se sont arrêtés, par une dizaine de plis *transversaux*, serrés les uns contre les autres, et couvrant toute la largeur de l'intestin, celui-ci étant étalé¹. Ensuite, la muqueuse

¹ YRXC (1899) a constaté le même dispositif au début de l'estomac de *Scyllium canicula*: il considère la formation de ces plis à la suite de l'œsophage comme une sorte de cardia valvulaire. Nous signalons ce fait pour montrer un nouveau trait de ressemblance entre l'organisation d'un Poisson sans estomac et d'un autre Poisson dont le tube digestif est pourvu de glandes.

est soulevée par une infinité de plis longitudinaux, sinueux, souvent bifurqués et serrés les uns contre les autres, laissant entre eux des sillons étroits. Ces plis forment des coudes parfois brusques, d'autres fois arrondis ; ils donnent souvent naissance à de courtes branches et se continuent ainsi jusque vers l'anús, en diminuant de taille à mesure qu'ils s'éloignent de l'œsophage.

Chez *Carassius auratus*, l'intestin débute par une série de plis irréguliers qui tapissent la muqueuse intestinale sur une superficie de trois millimètres environ depuis la fin de l'œsophage ; ils sont peu élevés, répartis sans ordre, de sorte qu'il n'est guère possible de leur assigner une direction plutôt qu'une autre. Après ces premiers plis nous remarquons, contre la paroi dorsale de l'intestin, une grosse papille élevée, perforée en son centre d'un mince orifice et entourée de plis circulaires qui deviennent plus élevés à mesure qu'ils s'en écartent. C'est au fond de cette papille, située à trois millimètres de la fin de l'œsophage, que débouche le canal cholédoque. A partir de celle-ci, les plis deviennent excessivement réguliers, parallèles : ils sont disposés en longs zigzags qui s'engrènent les uns dans les autres et dont les branches, chacune de 3 à 4 millimètres, se coupent suivant un angle à peu près droit. Ces plis zigzagnés ne donnent pas naissance à des plissements latéraux et ne sont pas réunis par des ponts transverses ; ils délimitent entre eux un profond sillon. Cette disposition se continue identique jusque vers la fin du tube digestif, avec cette différence cependant qu'à mesure que l'on s'approche de l'anús les branches des zigzags deviennent plus petites, moins élevées et plus rapprochées de leurs voisines. Il n'y a pas de démarcation histologique apparente entre la partie renflée du tube digestif et celle, plus mince, qui lui fait suite.

L'intestin de *Tinca vulgaris* présente une disposition qui rappelle celui de la Dorade. Ses plis sont également disposés en longs zigzags parallèles ; mais leurs branches sont plus courtes

(un à deux millimètres) et, au lieu d'être lisses comme dans l'espèce précédente, elles sont ornées de chaque côté d'une multitude de courts plissements latéraux, festonnés et serrés les uns contre les autres. Les divers plissements latéraux de chaque pli touchent ceux du pli voisin, mais sans leur être réunis par un pont transverse. L'intestin se continue de la même façon jusque vers l'anus, sans qu'il y ait de démarcation histologique entre la portion renflée et le reste du tube digestif. On ne trouve pas non plus de différence entre l'organisation des plis intestinaux d'une Tanche âgée et ceux d'une Tanche plus jeune, sauf cependant que chez cette dernière les plis sont moins élevés, plus serrés et moins fortement plissés latéralement.

Chez la Tanche âgée nous remarquons en outre, sur une fraction de l'intestin fortement étirée au moment de la fixation, que les plis sont très élevés et qu'ils sont par conséquent séparés par des sillons profonds, au fond desquels on voit que ces plis possèdent à leur base d'autres plissements latéraux sous-jacents, plus grands que ceux qui se trouvent à la superficie.

Chez *Cyprinus carpio* âgée, l'organisation des plis est tout autre. Au premier abord, la muqueuse semble être couverte d'un réseau serré dont les mailles s'enchevêtrent les unes dans les autres sans aucun ordre. Mais, si nous étudions ce réseau compact sur une portion du tube digestif distendue au moment de la fixation, nous voyons qu'il est formé en réalité d'une succession de plis longitudinaux réunis les uns aux autres par une quantité non moins grande de plis transversaux; les uns et les autres sont très rapprochés et ont leurs points de réunion légèrement arrondis, ce qui constitue de cette façon une multitude de cryptes tubulaires profondément enfoncées dans la muqueuse.

Nous avons montré, dans notre résumé des faits acquis, comment EDINGER (1876), VALATOUR (1861) et GAREL (1879) font dériver les glandes stomacales des Poissons ayant un estomac, des plis de l'intestin de ceux qui en sont dépourvus. Par le fait du resser-

rement des plis longitudinaux et transversaux, il se forme, comme chez la Carpe, des cryptes tubulaires étroites, tapissées de deux sortes de cellules (cellules cylindriques et caliciformes) et, par conséquent, répondant à la définition de la glande. C'est ainsi, au dire de ces auteurs, que les glandes à pepsine auraient pris naissance, au cours de la philogénie des Poissons qui en possèdent actuellement. La Carpe âgée serait donc, sous ce rapport, plus évoluée que les autres Cyprinoïdes; et l'examen de l'intestin d'une Carpe plus jeune donne un certain poids à cette hypothèse, car il ne possède pas encore de cryptes tubulaires, mais de simples mailles allongées produites par des plis longitudinaux espacés et réunis, de distance en distance seulement, par des ponts transverses.

Nous devons, toutefois, faire remarquer que le dispositif des cryptes tubulaires s'étend sans interruption de l'œsophage à l'anus, tandis que les glandes à pepsine ne se trouvent que dans l'estomac; il faudrait donc, pour pouvoir admettre l'hypothèse que nous venons de signaler, expliquer comment les cryptes tubulaires ont pu disparaître de la partie postérieure du tube digestif.

Nous ajouterons en outre que, chez les Carpes de grande taille, les cellules caliciformes sont rares au fond et sur les côtés des cryptes tubulaires; nous avons même constaté que ces cellules caliciformes faisaient défaut sur plusieurs coupes. En conséquence, ces cryptes ne répondent qu'incomplètement à la définition de la glande.

HISTOLOGIE DE LA MUQUEUSE INTESTINALE.

L'histologie de l'intestin ne nous retiendra pas longtemps; elle est, dans ses grandes lignes, la même que celle de l'intestin des autres Poissons. Nous n'aurons donc à préciser que quelques points de détail qui semblent être spéciaux aux Cyprinoïdes. Cependant, afin de faciliter notre exposé, nous tenons à rappeler brièvement

quels sont les traits d'organisation communs à l'intestin des Cyprinoïdes et à celui des autres Poissons.

Les plis étant longitudinaux, nous les étudions sur des coupes transversales. Ils sont soulevés par une évagination du tissu conjonctif, autour duquel les cellules cylindriques à plateau sont disposées en éventail. Ces cellules, au sommet des plis, sont droites, serrées les unes contre les autres et, grâce à leur disposition en éventail, leur base est beaucoup plus mince que leur sommet. Dans le fond des cryptes, la disposition des cellules est renversée; elles y sont plus minces à leur sommet et plus larges à leur base. Sur les côtés des plis, elles sont orientées perpendiculairement au tissu conjonctif. Toutes les cellules épithéliales sont munies, à leur sommet, d'un plateau strié de fins canalicules poreux qui se remarquent facilement sur les coupes les plus minces (3μ); entre ces cellules sont intercalées de nombreuses cellules caliciformes, répandues sur toute la surface de l'épithélium, mais qui, contrairement à ce que l'on a vu dans la muqueuse buccale, ne sont pas plus abondantes au fond des cryptes que sur les côtés et le sommet des plis.

Enfin, à la base de l'épithélium se voient de nombreux nuclei très petits, fortement colorés, qui sont assemblés par petits groupes tout le long de la limite du tissu conjonctif; ils sont surtout abondants au-dessous des cryptes, tandis qu'ils deviennent assez rares au sommet des plis. Quelques-uns de ces nuclei pénètrent plus avant dans l'épithélium, dont ils cherchent à atteindre la superficie. Ce sont vraisemblablement des noyaux lymphatiques. Cette structure s'étend sans grandes modifications d'un bout à l'autre de l'intestin.

Les détails sur lesquels nous devons insister et qui semblent être plus particuliers aux Cyprinoïdes se remarquent principalement aux deux extrémités de l'intestin. Etudions, en premier lieu, l'histologie de la partie antérieure de cet organe, au point où il se soude à l'œsophage.

Nous avons vu que l'œsophage se termine par une courte région où l'épithélium, de chaque côté des plis, est mixte, c'est-à-dire composé à la fois de cellules plates, telles qu'elles se rencontrent dans l'œsophage, et de cellules cylindriques à plateau, telles que celles de l'intestin; ces dernières sont disposées en une seule strate superficielle, les autres s'étagent en plusieurs couches sous-jacentes. Au sommet des plis, la muqueuse est alors tapissée d'une seule strate de cellules cylindriques à plateau.

A l'entrée de l'intestin, les plis sont peu élevés, arrondis, évasés, et le tissu conjonctif ne pénètre que faiblement à leur intérieur; souvent même il ne pénètre pas du tout (Pl. 2, fig. 24). Ils sont alors tapissés de l'épithélium habituel, mais avec cette différence que, intercalés entre les cellules cylindriques, ils renferment encore de nombreuses cellules plates du type œsophagien (Pl. 2, fig. 29). Celles-ci possèdent un noyau ovoïde qui semble être constitué de la même façon que dans l'œsophage et elles sont réparties une par une un peu partout dans l'épithélium, aussi bien à la superficie et au centre, qu'à la base; elles se rencontrent surtout au sommet et sur les côtés des plis. Cette structure a été constatée à la partie la plus antérieure de l'intestin de chacun des Cyprinoïdes étudiés.

L'épithélium qui tapisse la muqueuse au-dessous des cryptes ne paraît pas posséder de ces cellules plates. En revanche, il est souvent composé d'une infinité de noyaux arrondis, munis d'un nucléole bien apparent, ainsi que de quelques granulations chromatiques; ces noyaux sont disposés les uns à côté des autres, sans qu'il soit possible de distinguer entre eux la moindre membrane limite, et remplissent tout l'épithélium qui tapisse le fond des cryptes; ils sont cependant un peu moins nombreux vers la superficie. Cette région offre alors l'aspect d'un syncytium au milieu duquel nagent des noyaux nombreux. De chaque côté de ce plasmode, l'épithélium cylindrique apparaît de nouveau et s'étend sur tout le reste du pli.

Cependant, cette disposition, constatée plus spécialement chez le Vengeron, n'est pas absolument générale entre les plis de l'intestin; souvent le fond des cryptes est constitué normalement, c'est-à-dire qu'il est composé de cellules cylindriques, disposées en éventail et dont le sommet est plus mince que la base. Dans les deux cas, de nombreux nuclei petits et foncés se trouvent amassés contre le bord du tissu conjonctif.

A mesure que l'on s'éloigne de l'œsophage, la disposition en plasmode tend à s'effacer de plus en plus pour être remplacée finalement par la structure normale.

Nous avons relevé à l'entrée de l'intestin de *Cyprinus carpio* et de *Carassius auratus* un autre détail de structure qui nous a particulièrement frappé. Entre quelques-uns des plis qui tapissent cette région, nous remarquons des espaces assez étendus où la surface de l'épithélium est lisse. Ces espaces réunissent deux plis éloignés et leur tiennent lieu de cryptes. Ils sont tapissés d'un épithélium très mince, composé d'une strate de courtes et larges cellules à plateau strié, alignées les unes à côté des autres et munies d'un gros noyau ovoïde. Dans ces espaces plans, que nous n'avons pas rencontrés dans le reste de l'intestin, le tissu conjonctif ne pousse aucune évagination. Alternant avec cette disposition, il existe aussi des plis rapprochés, qui sont alors séparés par des cryptes normalement constituées, ou tapissées de l'épithélium en plasmode que nous avons précédemment signalé.

Les descriptions que nous venons de faire embrassent une superficie de quelques millimètres depuis la fin de l'œsophage.

A partir de là, les plis s'élèvent davantage et leur forme commence à varier suivant les espèces considérées. Etudions-les en premier lieu chez *Carassius auratus*, *Leuciscus rutilus* et *Barbus fluviatilis*, où ils ont le même aspect et où ils se compliquent de la même manière.

Dans la première moitié de la partie renflée de l'intestin, ces plis

ont, sur une coupe qui les a atteints transversalement, l'aspect d'une demi-ellipse. Dans leur axe, le tissu conjonctif pénètre fortement et s'étend jusque tout près de leur sommet; là, l'épithélium a moins d'épaisseur que sur les côtés. Les cellules cylindriques, légèrement courbes et dont le sommet s'infléchit dans la direction des couches musculaires, y sont disposées en une seule strate. Des cellules caliciformes et des noei situés à la base de l'épithélium viennent compléter l'organisation de ces plis; leurs bords latéraux sont lisses et droits et sont séparés par des cryptes étroites dont les côtés sont parallèles.

Mais, un peu plus loin dans l'intérieur de l'intestin, à côté de cette première disposition, nous voyons se produire de chaque côté de plusieurs plis une ou deux courtes invaginations de la superficie de l'épithélium; à cette place, ces invaginations n'ont pas encore assez d'importance pour désorienter les cellules qui les avoisinent.

En d'autres endroits nous trouvons des plis sur les côtés desquels les invaginations sont plus profondes; elles délimitent de la sorte deux ou trois plissements latéraux secondaires bien apparents, dans lesquels le tissu conjonctif ne pénètre pas. En revanche, dans l'axe de ces plissements latéraux, les noyaux sont plus abondants et très serrés: les cellules y ont leur sommet évasé et s'infléchissent de chaque côté des invaginations de l'épithélium (Pl. 2, fig. 27 et 28).

Les plis qui sont ainsi plissés secondairement existent en plus grand nombre chez *Carassius auratus* que chez *Leuciscus rutilus* et *Barbus fluviatilis*; toutefois, nous ne devons voir dans cette différence qu'un effet de l'âge. Il semble probable, en effet, et ce que nous allons voir tout à l'heure le confirmera, que ces plissements secondaires augmentent en taille et en nombre à mesure que l'animal devient plus âgé.

Au fond de la plupart des cryptes nous voyons l'épithélium se soulever également de manière à former un petit pli qui, sur une

coupe, apparaît triangulaire. Ce petit pli n'est soulevé par aucune évagination du tissu conjonctif. Il est composé de cellules cylindriques serrées les unes contre les autres et possède un plus grand nombre de noyaux dans son axe que sur ses côtés; il présente parfois une ou deux cellules caliciformes et de nombreux nuclei foncés existent à sa base. Chez *C. auratus*, ces petits plis sont très élargis à leur base, tandis que chez *Leuciscus rutilus* et *Barbus fluviatilis*, ils sont élevés, pointus, avec une base étroite (Pl. 2, fig. 25).

D'autres de ces petits plis qui existent parfois au fond des cryptes sont un peu plus élevés que ceux que nous venons de décrire et ont alors une évagination correspondante du tissu conjonctif (Pl. 2, fig. 27); la grandeur de cette évagination est en rapport avec celle du pli. Les noyaux sont à la base des cellules et celles-ci ne sont pas perpendiculaires au bord du tissu conjonctif, mais dirigées obliquement. Deux nouvelles cryptes naissent à droite et à gauche de chacun de ces petits plis; parfois nous en trouvons deux qui se forment en même temps au fond de la même crypte.

Dès lors, il est facile de se représenter que ces petites évaginations épithéliales qui tapissent le fond des cryptes sont des plis intestinaux en voie de formation et que c'est de cette façon que la muqueuse intestinale croît en surface à mesure que l'animal grandit lui-même. Nous trouvons, en effet, dans le tube digestif des Cyprinoïdes, tous les degrés d'évolution, depuis la simple évagination épithéliale sans tissu conjonctif jusqu'au pli qui a atteint son complet développement.

Les plis de l'intestin des exemplaires de *Leuciscus rutilus*, de *Carassius auratus* et de *Barbus fluviatilis* que nous avons disséqués, n'atteignent pas un degré de complication plus élevé que celui que nous venons de décrire. C'est de la même façon que sont constitués tous les plis de la portion renflée de leur tube digestif. Mais il est vraisemblable que, chez d'autres individus plus âgés

appartenant à ces espèces, les plis doivent se compliquer encore, par l'agrandissement des plissements latéraux, de manière à atteindre le degré de complication que nous trouverons tout à l'heure chez la Tanche de grande taille. En outre, la disposition des noyaux dans l'axe des plis en voie de croissance est la même que dans l'axe des plissements latéraux ; cela nous montre que ces derniers sont, eux aussi, en voie de croissance.

Nous avons vainement cherché une différence de constitution dans l'épithélium qui limite la région renflée de l'intestin de celle, plus mince, qui lui fait suite, et nous n'en avons point trouvé. Les plis, dans cette portion limite, sont constitués de la même façon que plus en avant ou que plus en arrière ; leur élévation n'y est guère plus faible, en sorte que l'amincissement du tube digestif doit provenir de ce que la sous-muqueuse et les tuniques musculaires ont, à partir de la région renflée, moins d'épaisseur que dans celle-ci. Ce n'est qu'après le deuxième coude que les plis diminuent de taille d'une manière apparente ; ils sont aussi moins souvent chargés de plissements latéraux et ceux-ci, quand ils existent, sont moins accentués. De même, les plis naissants se rencontrent plus rarement au fond des cryptes. Nous en concluons que la muqueuse intestinale s'accroît plus fortement dans la première moitié de l'intestin.

Dans la portion du tube digestif qui s'étend du deuxième coude jusqu'à l'anus, les plis diminuent encore de taille et deviennent, en outre, plus arrondis.

Les plis de l'intestin de la Carpe jeune, de même que ceux de la Tanche jeune, sont constitués de la façon que nous venons de voir : ils affectent la forme d'une demi-ellipse, possèdent des plissements latéraux qui sont plus accentués dans la première moitié de l'intestin que dans la seconde, et des plis à tous les degrés de croissance (Pl. 2, fig. 30).

Mais, chez les Carpes et les Tanches âgés, c'est-à-dire celles

qui sont arrivées à une grande taille, la complication des plis intestinaux atteint son maximum.

Ces plis, déjà immédiatement après l'œsophage, s'élèvent énormément, tandis qu'ils restent relativement étroits. Chez *Cyprinus carpio* ils sont serrés les uns contre les autres et leurs côtés sont droits, parallèles; ils sont tapissés d'un mince épithélium dont les cellules ne sont guère plus hautes que larges; le tissu conjonctif pénètre abondamment dans leur axe et s'étend jusque tout près de leur sommet. Celui-ci n'est pas toujours arrondi, mais souvent, au contraire, il est plat. Il est très rare que des plissements secondaires se forment sur les côtés des plis; les bords des cryptes restent, en effet, le plus souvent droits. Mais de petits plissements secondaires apparaissent fréquemment au sommet des plis, où les cellules épithéliales sont, de ce fait, déprimées et désorientées. BIEDERMANN (1887) a donné une description de l'intestin d'une Carpe qui correspond assez exactement à ce que nous venons d'en dire.

Ajoutons que les plis naissants chez la Carpe âgée que nous avons étudiée, sont tout ce qu'il y a de plus rares. Si nous ajoutons à cela que les plissements latéraux sont rares également nous devons en conclure que cet individu a atteint son maximum de croissance et que la surface interne de son tube digestif ne s'accroît plus.

La complication des plis intestinaux est plus intense encore chez une Tanche de forte taille. Ils possèdent d'importants plissements latéraux secondaires dans lesquels pénètrent une forte ramification du tissu conjonctif (celle-ci a presque toujours fait défaut dans les plissements latéraux des Cyprinoïdes plus jeunes). Les plissements de la Tanche âgée affectent des formes variables; nous en comptons quatre ou cinq serrés sur le côté de chacun des plis: ils s'appuient sur les plissements du pli voisin, sans toutefois leur être réunis par une commissure transverse. Malgré leur grand nombre et leur taille, ils se compliquent à leur tour de

plissements tertiaires plus ou moins accentués, dont les plus grands possèdent également une ramification du tissu conjonctif. En sorte que, par le fait de cette abondance de plissements de diverses natures qui s'enchevêtrent les uns dans les autres, les coupes, même les mieux orientées, sont des plus embrouillées ; c'est à peine si l'on peut y reconnaître un vestige d'orientation des cellules d'autant plus que cette confusion augmente encore par la présence de plis naissants qui apparaissent au fond de plusieurs cryptes.

Chez ces deux dernières espèces, nous n'avons pas non plus trouvé qu'il y eut une différence quelconque entre la structure intime de la portion renflée du tube digestif et celle du reste de l'intestin. Les plis restent constitués de la même façon jusqu'à la fin du tube digestif ; ils diminuent seulement de taille et s'arondissent un peu à mesure que l'on s'approche de l'anus.

Les cellules caliciformes de l'intestin paraissent dès l'œsophage et se rencontrent jusqu'à l'extrémité du tube digestif, dans la région la plus proche de l'anus ; on ne peut pas dire qu'elles soient plus répandues chez un Poisson que chez un autre, ni plus abondantes dans une région de l'intestin que dans une autre. Elles varient peu d'aspect dans les espèces considérées et possèdent un court col débouchant à la surface de l'épithélium et au-dessous duquel se trouve un calice sphérique : au-dessous de ce calice, la cellule se continue par un canal plus ou moins étroit qui se termine lui-même par un renflement basal qui loge le noyau (Pl. 2, fig. 26). Elles sont de la même longueur que les cellules cylindriques qui les entourent.

Sur toute la surface interne de l'intestin, dans les cinq espèces étudiées, les cellules épithéliales (sauf les caliciformes) sont munies d'un plateau strié ; les canalicules poreux qui perforent ces plateaux sont bien visibles et la plupart du temps ils apparaissent recouverts d'une mince viscosité, qui est l'indice d'une sécrétion provenant de ces cellules. Le fait que les cellules à pla-

teau strié laissent échapper une sécrétion par les pores qu'elles possèdent à leur sommet, est admis pour beaucoup d'épithéliums; il n'est donc pas sans intérêt de constater un phénomène de ce genre dans l'épithélium intestinal des Cyprinoïdes. Ces trainées qui surmontent les canalicules de leurs cellules intestinales ne proviennent pas des cellules caliciformes voisines dont le mucus se serait étendu, car elles ont été retrouvées également en certains points de la muqueuse où ces éléments faisaient défaut.

Nous n'avons constaté, en aucun point du tube digestif, la présence de cellules ciliées.

Les cellules cylindriques de l'intestin ont un protoplasme homogène, qui paraît constitué de la même façon dans toute la cellule. Dans la partie renflée du tube digestif les cellules ne sont pas composées de deux zones protoplasmiques différentes, une portion basale et une portion supérieure constituées différemment, comme c'est le cas dans l'estomac des Poissons qui possèdent des glandes à pepsine.

Mais, chez *Carassius auratus* et *Cyprinus carpio*, nous avons trouvé dans l'épithélium intestinal, sur un espace de quatre à cinq millimètres avant l'anus, un détail de structure que nous devons signaler :

Les cellules épithéliales de cette région, quoique cylindriques et disposées les unes à côté des autres autour des plis et au fond des cryptes comme pour le reste de l'intestin, possèdent maintenant un protoplasme qui n'est plus homogène; elles sont composées de trois couches différentes superposées. Une première couche, de faible épaisseur, est située au-dessous du plateau et est plus colorée que le reste de la cellule. Au-dessous vient une seconde couche claire, transparente, dont la base est arrondie, et qui s'étend jusqu'au tiers à peu près de la cellule. Enfin, les deux autres tiers possèdent un protoplasme légèrement granuleux. Le noyau est placé dans cette dernière portion; en certains

endroits il est logé à la base de la cellule, tandis qu'en d'autres, il se trouve plus près de la couche transparente. Plusieurs nuclei petits et foncés sont disséminés contre le bord du tissu conjonctif (Pl. 2, fig. 31).

Les cellules caliciformes sont nombreuses dans cette région terminale de l'intestin. Elles se sont élargies et ont pris une forme vaguement cylindrique. Mais ce qu'il y a de particulier, c'est que la zone claire des cellules cylindriques est située exactement au même niveau que le calice. Nous sommes donc amené à penser que les cellules cylindriques de cette région sont toutes en voie de différenciation en cellules caliciformes, car elles ont, en effet, le même aspect. Il n'y a rien du reste qui puisse nous empêcher d'admettre cette manière de voir, d'autant mieux que cette facilité de transformation en cellules caliciformes semble être un des caractères des épithéliums dérivant de l'ectoderme. Nous l'avons déjà constaté au commencement de ce travail, dans la cavité buccale qui est dérivée de ce feuillet. L'épithélium buccal est en effet, en maints endroits de sa superficie, tapissé uniquement de cellules caliciformes et contient aussi beaucoup de ces éléments en voie de formation. La peau elle-même en possède plusieurs. L'intestin anal, dérivé lui-même du feuillet ectodermique, a également un épithélium où abondent les cellules caliciformes.

CONCLUSIONS

Cavité buccale. La muqueuse buccale des Cyprinoïdes étudiés est blanche et composée de deux régions distinctes; en avant, une première région qui embrasse presque toute la surface de la bouche et qui est soulevée par de nombreuses papilles fongiformes et foliacées, lesquelles sont à leur tour surmontées d'une quantité de papilles secondaires microscopiques; en arrière une courte région qui avoisine le pharynx et qui est parsemée de nombreux plis enchevêtrés les uns dans les autres.

Le tissu conjonctif se termine par une couche anhyste ou stratum compactum qui est surtout développée dans la bouche de *Leuciscus rutilus* et dans celle de *Barbus fluviatilis*. L'épithélium de la région des papilles, du type pavimenteux stratifié, est limité dans sa profondeur par une assise de cellules cylindriques munies d'une membrane basale et dont le sommet pointu s'insinue entre deux des cellules de la strate située au-dessus. Ensuite viennent quelques strates de cellules arrondies, ayant un noyau sphérique ; enfin, l'épithélium est limité superficiellement par plusieurs strates de cellules plates orientées parallèlement au bord superficiel de la muqueuse.

Ces dernières cellules sont amincies à leurs extrémités et élargies à leur centre où se trouve le noyau ; elles sont disposées les unes au-dessus des autres, de telle façon que leur élargissement coïncide avec l'amincissement de deux cellules voisines. Leur noyau est ovoïde et pourvu d'un nucléole et de quelques granulations chromatiques. La prolifération cellulaire se fait plus intensivement à la base et au centre de l'épithélium où nous avons constaté de nombreux noyaux en division directe, qu'aux strates de la superficie. Il n'a pas été constaté de karyokinèse.

L'épithélium contient de nombreuses cellules caliciformes élargies en forme de sac, qui, en certains endroits de la bouche, en couvrent toute la superficie ; ces éléments sont relativement plus nombreux chez les individus de grande taille que chez les plus petits ; ils proviennent de la différenciation de celles des cellules ordinaires qui sont situées dans les couches médianes de l'épithélium et désorientent, en se formant, les strates qui les avoisinent. On trouve souvent, chez les individus âgés, des amas de cellules caliciformes emprisonnées qui ne peuvent gagner la superficie.

Les *bourgeons terminaux* sont très répandus dans la bouche des Cyprinoides, aussi bien dans le palais que dans la langue ; ce sont eux qui, en se formant, soulèvent la surface de l'épithé-

lium pour former les papilles secondaires; ils compriment alors les cellules épithéliales avoisinantes et forcent ainsi les strates primitivement horizontales à devenir verticales.

Les plis de la région qui limite le fond de la cavité buccale, vers le pharynx, sont assez élevés, serrés les uns contre les autres de manière à former entre eux des cryptes profondes; ils possèdent dans leur axe une forte évagination du tissu conjonctif au sommet de laquelle on rencontre parfois un bourgeon terminal. L'épithélium qui recouvre ces plis est composé de cellules plates disposées en strates perpendiculaires au tissu conjonctif; il est toujours limité à sa base par une strate de cellules cylindriques à sommet pointu, et à sa superficie, par de nombreuses cellules caliciformes élargies en forme de sac. En outre, sur les côtés des plis, l'épithélium est souvent limité, principalement aux endroits où les cellules caliciformes sont moins abondantes, par une strate de cellules cylindriques dont le sommet n'est pas différencié en un plateau. Toutes les formes de passage existant entre la forme des cellules plates sous-jacentes et celle des cellules cylindriques qui les dominent, nous en concluons que ces dernières proviennent de cellules plates qui se sont allongées vers la superficie de l'épithélium. Nous voyons ainsi comment les cellules épithéliales plates qui, à l'entrée de la bouche sont dirigées horizontalement, se disposent, dans le voisinage du pharynx, en strates verticales; ces cellules, s'allongeant ensuite vers la superficie de la muqueuse, deviennent cylindriques; cela crée une transition entre les éléments de la bouche et ceux de l'intestin.

Oesophage. La muqueuse œsophagienne est blanche. Elle est sillonnée par des plis longitudinaux de taille diverse dont les plus gros se continuent seuls dans l'intestin; chez *Leuciscus rutilus* cependant, les plis de l'œsophage sont réunis par des anastomoses et s'arrêtent brusquement sans se prolonger dans le reste du tractus intestinal. Ces plis sont formés par une forte évagination du tissu conjonctif et sont séparés par des cryptes profondes.

L'épithélium œsophagien est composé de cellules plates, disposées en strates perpendiculaires au bord du tissu conjonctif; il est limité, dans sa profondeur, par une couche de cellules cylindriques à sommet pointu et, à sa superficie, par de grandes cellules caliciformes entre lesquelles se trouvent disséminées des cellules épithéliales cylindriques. Chez *Cyprinus carpio*, l'épithélium œsophagien débute, à sa base, par une strate de cellules cubiques, munies d'un gros noyau arrondi. La structure de l'œsophage est donc exactement la même que celle de la région plissée que nous avons signalée au fond de la bouche.

Chez *Leuciscus rutilus*, nous trouvons en outre un certain nombre de plis qui sont constitués différemment du reste de l'œsophage; ils sont plus élevés et composés presque uniquement de cellules arrondies ou devenues hexagonales par leur compression réciproque.

Les bourgeons terminaux existent encore, quoique peu répandus, dans l'œsophage.

L'épithélium de la région qui limite l'œsophage de l'intestin est composé, dans sa profondeur, de quelques strates de cellules plates perpendiculaires au tissu conjonctif et au-dessus desquelles se trouve une strate de *cellules cylindriques munies d'un plateau*.

Il est un point que nos recherches n'arrivent cependant pas à élucider, mais que nous devons quand même relater : c'est celui de savoir à quelle partie du tube digestif se fait la limite entre l'épithélium provenant de l'ectoderme embryonnaire et celui qui dérive de l'entoderme. On admet assez généralement que cette limite, pour les Téléostéens, se trouve dans la bouche au niveau des arcs branchiaux. Cependant, nous avons constaté que l'épithélium buccal des Cyprinoïdes contient les mêmes éléments que leur peau (cellules plates, larges cellules caliciformes et bourgeons terminaux) et que le fond de leur cavité buccale ainsi que leur œsophage est recou-

vert d'un épithélium dans lequel *les mêmes éléments existent encore*, quoique orientés différemment. Nous trouvons, en effet, jusqu'à la fin de l'œsophage, un épithélium composé de cellules plates et limité dans sa profondeur par une strate de cellules cylindriques à sommet pointu et à sa superficie par de larges cellules caliciformes; des bourgeons terminaux, semblables aussi à ceux de la bouche, existent encore jusqu'à la fin de l'œsophage. Et cette structure s'arrête là. A partir de ce point, les cellules épithéliales ainsi que les cellules caliciformes sont d'un tout autre type, et les bourgeons terminaux, si caractéristiques de la bouche et du derme, ont disparu. Si donc les éléments de la peau se continuent jusqu'à la fin de l'œsophage et ne dépassent pas cette région, ne sommes-nous pas en droit d'admettre que la limite entre les feuilletts ectodermique et entodermique, pour les Cyprinoïdes du moins, va au delà des fentes branchiales, jusqu'à la fin de l'œsophage?

Intestin. L'intestin des Cyprinoïdes est tapissé intérieurement d'une muqueuse brunâtre; il est sillonné, sur toute sa surface interne, par des plis *longitudinaux* qui s'étendent *sans interruption* de l'œsophage à l'anus et dont la forme ainsi que le degré de complication varient suivant les espèces; ils sont plus élevés et plus compliqués chez les individus âgés que chez les jeunes.

Le canal cholédoque débouche au centre d'une papille qui se trouve à la face dorsale de l'intestin à quelques millimètres de l'œsophage.

L'épithélium intestinal est composé, sur toute son étendue, de cellules cylindriques à plateau strié, à travers les pores duquel se remarque fréquemment une sécrétion protoplasmique.

Au commencement de l'intestin, sur un court espace après l'œsophage, des cellules plates du type œsophagien sont intercalées entre les cellules cylindriques. Le protoplasme des cellules cylindriques est homogène; des cellules caliciformes,

possédant un calice sphérique et un élargissement basal pour contenir le noyau, existent en grand nombre.

Les plis intestinaux sont soulevés par une forte évagination du tissu conjonctif. Le plus souvent, ils sont simples chez les individus de petite taille et de taille moyenne; ils se compliquent chez les individus âgés; cette complication se fait sur les côtés des plis où, à mesure que l'animal grandit, naissent des plissements latéraux secondaires, qui ne possèdent une ramification du tissu conjonctif que chez les Cyprinoïdes ayant atteint leur plus grande croissance.

Il n'y a pas de différence histologique entre la portion renflée de l'intestin et celle, plus étroite, qui lui fait suite.

Enfin, chez *Cyprinus carpio* et *Carassius auratus* nous constatons que l'épithélium qui avoisine l'anus est composé de cellules cylindriques dont le protoplasme est composé de trois couches de nature différente. Les cellules caliciformes se sont alors modifiées; elles se sont élargies et ressemblent aux cellules cylindriques qui les avoisinent.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1902. BÉGUIN, F. *Contribution à l'étude histologique du tube digestif des Reptiles*. Rev. suisse de Zoologie, t. 10, p. 251-397.
1887. BIEDERMANN, W. *Untersuchungen über das Magenepithel*. Sitzungsber. d. Wiener akad. d. wissensch. mathem. naturw. Klasse, Bd. 71, H. 3-5, p. 377-398.
1838. BISCHOFF, TH.-W.-L. *Ueber den Bau der Magenschleimhaut*. Müller's Archiv für Anatomie und Physiologie. Berlin, p. 503-525.
1900. BLOCH, L. *Schwimmbläse, Knochenkapsel und Weber'scher Apparat von Nemachilus barbatulus, Günther*. Jena'sche Zeitschr. für Naturwissensch., Bd. 34, p. 1-64.
1883. CAJETAN, J. *Ein Beitrag zur Lehre von der Anatomie und Physiologie des Tractus intestinalis der Fische*. Inaug. Dissert. Bonn.
1886. CATTANEO, G. *Istologia e sviluppo del tubo digerente dei Pesci*. Atti Soc. it. di Sc. nat., vol. XXIX, p. 90-175.
1880. CHATIN, J. *Les organes des sens dans la série animale*. Paris, 1 vol.
1887. DECKER, F. *Zur Physiologie des Fischdarmes*. A. von Kölliker's Festschrift. Leipzig, p. 387-411.
1876. EDINGER, L. *Ueber die Schleimhaut des Fischdarmes nebst Bemerkungen zur Phylognese der Drüsen*. Arch. für mikrosk. Anat., Bd. 13- p. 651-692.
1907. EGOUNOFF, S. *Développement histologique du tube digestif de la Truite*. Rev. suisse de Zoologie, t. 15, p. 19-74.
1882. FATIO, V. *Faune des Vertébrés de la Suisse*. Vol. IV. *Les Poissons*. Genève.
1879. GAREL, J. *Recherches sur l'anatomie générale comparée et la signification morphologique des glandes de la muqueuse intestinale et gastrique des animaux vertébrés*. Paris.
1903. HELBIG, H. *Ueber den Darm einiger Selachier*. Anat. Anz., vol. 22, p. 400-407.
1894. HOPPE, R. *Untersuchungen über den Kauapparat des Cyprinoiden Leuciscus rutilus*. Inaug. Dissertat. Leipzig.

1866. HÖRSCHELMANN, C. *Ein Beitrag zur Anatomie der Zunge der Fische*. Inaug. Dissertat. Dorpat.
 1878. LUCHAU, E. *Ueber die Magen- und Darmverdauung bei einigen Fischen*. Inaug. Dissertat. Königsberg.
 1896. OPPEL, A. *Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbelthiere*. Iéna. Bd. I. *Magen*.
 1897. — Bd. II. *Schlund und Darm*.
 1900. — Bd. III. *Mundhöhle*.
 - 1902-1906. — *Verdauungsapparat*. Merkel's und Bonnet's Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklungsgr., vol. XII-XV.
 1905. OXNER, M. *Ueber die Kolbenzellen in der Epidermis der Fische, ihre Form, Verteilung, Entstehung und Bedeutung*. Jenaische Zeisch. für Naturwissensch. Bd. 40, p. 589-646.
 1885. PILLIET, A. *Sur la structure du tube digestif de quelques Poissons de mer*. Bull. Soc. Zool. de France, vol. 10, p. 283-308.
 1824. RATHKE, H. *Ueber den Darmkanal und die Zeugungsorgane der Fische*. Halle.
 1902. STUDNICKA. *Ueber das Epithel der Mundhöhle von Chimæra monstrosa, mit Berücksichtigung der Lymphbahnen desselben*. Bibliogr. anatom., t. 11, p. 217-233.
 1907. SUNDWICK, O. *Ueber das Bindegewebe des Fischdarmes unter besonders Berücksichtigung von Oppel's stratum compactum*. Anatom. Anz., Bd. 30, p. 310-315.
 1861. VALATOUR, M. *Recherches sur les glandes gastriques et les tuniques musculaires du tube digestif dans les Poissons osseux et les Batraciens*. Ann. des Soc. nat., 4^e série, t. XVI, p. 219-285.
 1872. WAACLEWIJN, H.-W. *Bijdrage tot de Histologie van den Vichdarm*. Leiden.
 1906. WIEDERSHEIM, R. *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere*. Jena.
 1899. YUNG, E. *Recherches sur la digestion des Poissons*. Arch. de Zool. expér. et génér., 3^e série, t. VII, p. 121-201.
 1900. YUNG, E. et FUHRMANN, O. *Histologie de la muqueuse intestinale de Lota vulgaris*. Idem, t. VIII, p. 332-351.
-